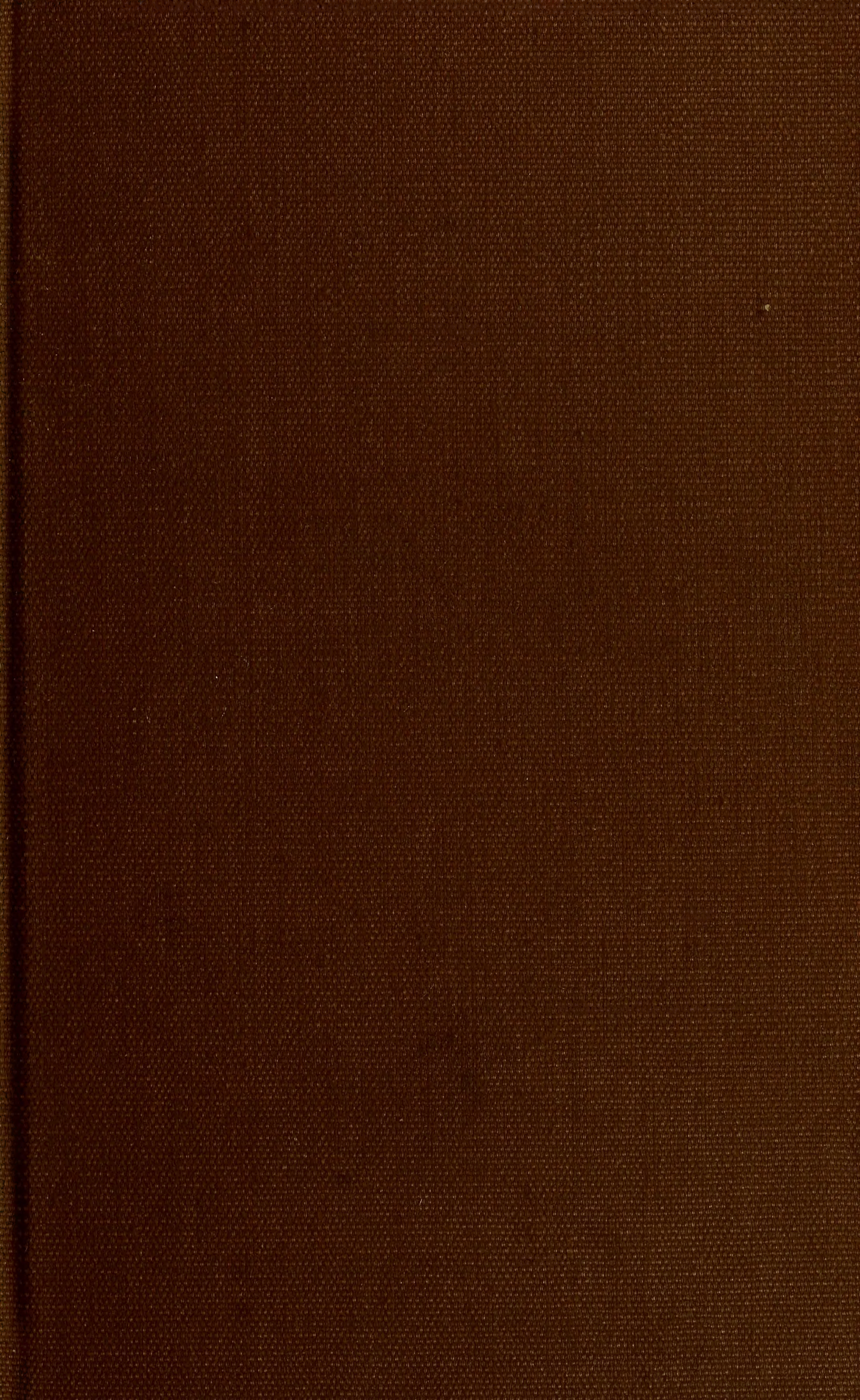
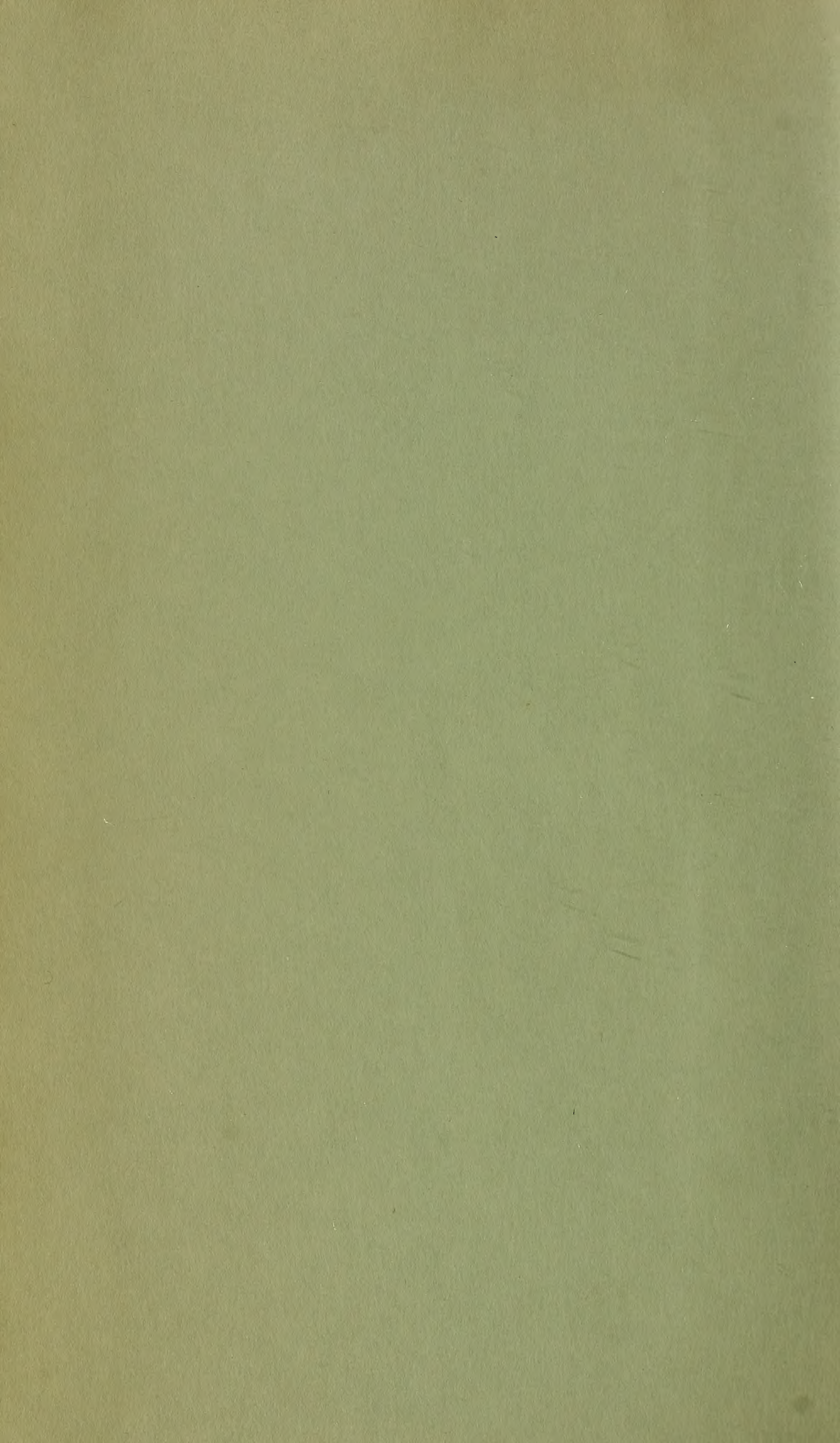
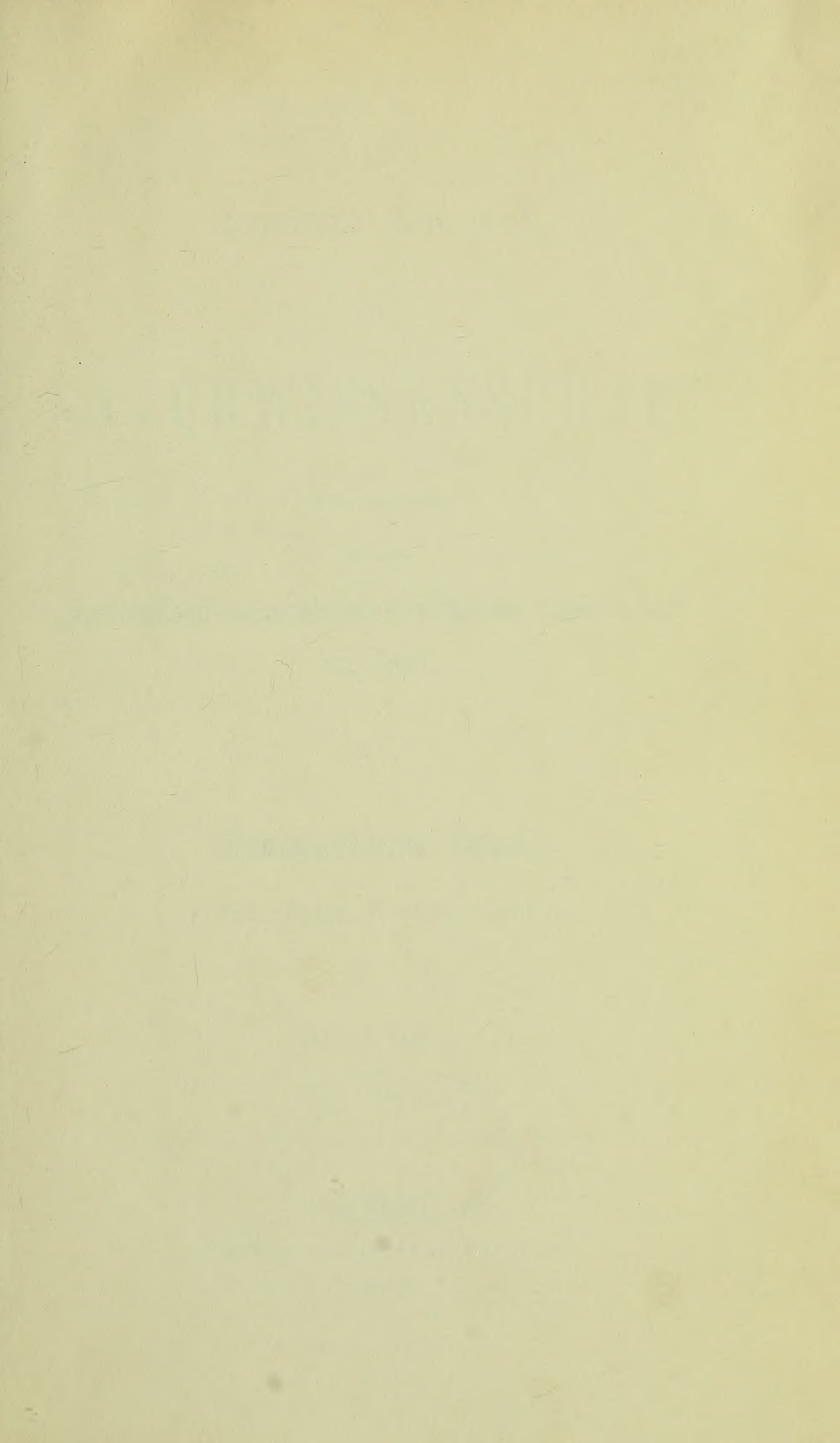
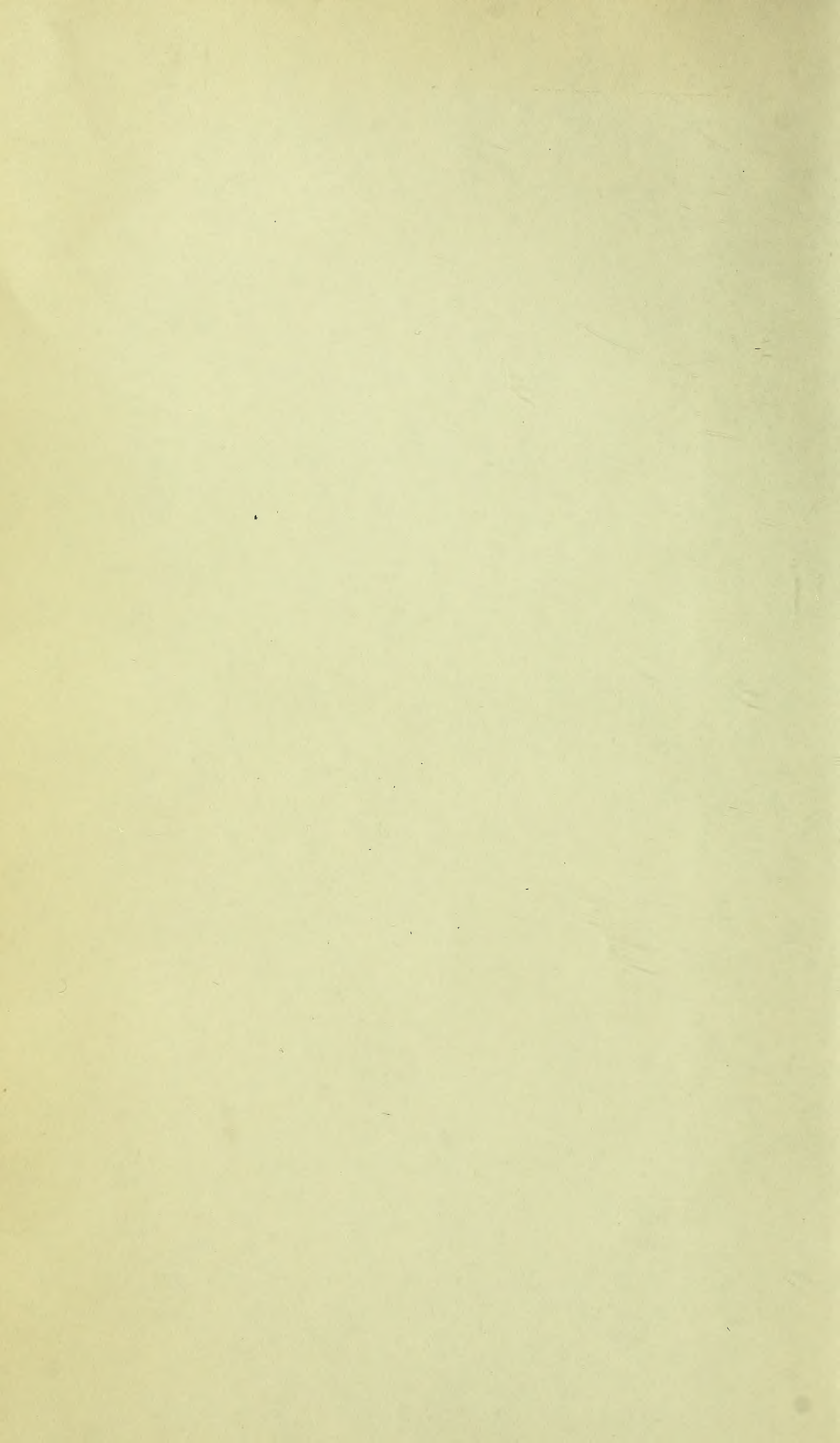












Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Sechszehnter Band.

Neue Folge, Neunter Band.

Mit 28 Tafeln.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1883.



Inhalt.

Ueber die Färbung
von
Idotea tricuspidata Desm.

Von

Dr. Carl Matzdorff.

Hierzu Tafel I u. II.

In dem „Jahresbericht der Commission zur wissenschaftlichen Untersuchung der deutschen Meere" vom Jahre 1878 stellte Lenz ein Verzeichniss der „wirbellosen Thiere der Travemünder Bucht" auf (95) [1]. Er führt in demselben (p. 15) auch Idotea tricuspidata an und sagt von diesem Isopoden: „Die verschiedenen Farbenvarietäten, von ganz dunkeln bis ganz hellen, dazwischen Exemplare mit helleren und dunkleren Längs- und Querstreifen, leben an denselben Orten. Worin die Ursache der verschiedenen Färbung liegt, bleibt noch zu ergründen." Die in den letzten Worten offen gelassene Frage zu beantworten, ist die Aufgabe der vorliegenden Arbeit.

Wenn ich diese Aufgabe nur an Material, welches aus dem Kieler Hafen stammt, zu lösen versucht habe, so glaube ich trotzdem derselben gerecht geworden zu sein. Einmal nämlich habe ich alle von den Autoren beschriebenen Färbungsvarietäten im Kieler Hafen gefunden. Sodann habe ich das Alcohol-Material des Kieler Museums durchgesehen, welches Exemplare aus andern Theilen deutscher Meere, sowie aus dänischen, englischen, schwedischen und adriatischen Küstengebieten umfasste. Durch die Güte der Herren Dr. Dewitz und Dr. Hilgendorf, denen hiermit

---

[1]) Die in Klammern gesetzten Nummern beziehen sich auf das angehängte Literaturverzeichniss.

mein bester Dank ausgesprochen sei, war es mir auch möglich, die Berliner Sammlung zu vergleichen. Die dortigen Exemplare stammen von Helgoland, von schwedischen und norwegischen Küsten, aus verschiedenen Theilen des Mittelmeeres (Golf du Lion, Messina, Aegypten) und endlich auch von amerikanischen Küsten (Boston und Brasilien). Alles dieses fremde Material enthielt ebenfalls keine Varietäten, die nicht im Kieler Hafen vorkämen. Ich habe dagegen in demselben viele neue und vor allem auch solche Varietäten aufzufinden vermocht, welche die Lücken zwischen den bisher beschriebenen typischen Varietäten ausfüllen und diese zu einem ziemlich ununterbrochenen System von in einander übergehenden Farbenvarietäten ergänzen.

Da Idotea tricuspidata in der Literatur unter verschiedenen Namen auftritt, und ihre Synonymik durchaus nicht klar ist, mögen hier noch einige Bemerkungen über diese Platz finden.

Dass zunächst die vorliegende Schreibart des Gattungsnamens die allein richtige ist, geht aus Fabricius „Supplementum entomologiae systematicae“ (7. p. 297) hervor, woselbst 1798 die Gattung Idotea aufgestellt worden ist. Trotzdem haben viele Autoren, so noch neuerdings Meinert (89. p. 81), Lenz (95. p. 15) und Mayer (97. p. 521) „Idothea“, ja Hitchcock (18. p. 564) und Stimpson (48. p. 39) sogar „Idotaea“ geschrieben.

Der ältere Gattungsname Oniscus, den nach 1798 nur noch Dalyell (38. p. 228) gebraucht, ist veraltet. Wenn unser Thier aber Say (11. p. 423. 12. p. 444) und nach seinem Vorgange Hitchcock (18. p. 564), Gould (27. p. 338) und De Kay (31. p. 43) in die Gattung Stenosoma Leach einreihen, so wird es doch heute allgemein in die Gattung Idotea gestellt. Nach den Diagnosen, die sich für die beiden Gattungen Idotea und Stenosoma z. B. bei Leach (10. p. 364 und 365) finden, sind bei Idotea die hinteren Antennen nicht länger als die Hälfte des Körpers und der dritte und vierte Thoracalringel gleich lang, während bei Stenosoma die zweiten Antennen länger als der halbe Körper sind und die Länge des dritten Segmentes grösser als die des vierten ist. Unser Thier gehört also ohne Frage zur Gattung Idotea.

Auch die 1823 von Desmarest (13. p. 373) aufgestellte Speciesbenennung tricuspidata glaube ich beibehalten zu dürfen, trotz der richtigen Behauptung Hargers (99. p. 345), dass irrorata Edw. (Say) der ältere und daher berechtigtere Name sei. Stenosoma irrorata bei Say (1818) (11. p. 423) ist ohne Frage unser Thier. Es bedienen sich aber dieses Namens nur amerika-

nische Autoren, so Hitchcock (18. p. 564), Gould (27. p. 338), De Kay (31. p. 43), Stimpson (48. p. 39), Leidy (49. p. 150), Verrill (70. p. 316 f. und 76. p. 131. 135), Whiteaves (77. p. 217) und Harger (71. p. 569; 99. p. 343; 101. p. 160). Da nun auch der in Europa allgemein gebrauchte Name tricuspidata bezeichnender als irrorata ist, so erscheint es praktisch, jenen beizubehalten. Ein von Harger richtig verbesserter Irrthum ist es, wenn Milne Edwards (23. p. 129 und 132) unter beiden Namen zwei gesonderte Species aufführt.

Identisch mit Idotea tricuspidata Desm. sind ferner Idotea Entomon Leach (10. p. 264), die von Id. Entomon Linné differirt. Harger (99. p. 343) hat Unrecht, wenn er auch Idotea entomon bei Templeton (19. p. 12) und Moore (22. p. 294) hierher rechnet. Ersterer setzt ausdrücklich Linné zu seiner Speciesbezeichnung, und letzterer identificirt sein Thier mit Oniscus marinus Pennant (4. Pl. XVIII. Fig. 5), welches letzteres aber nicht Idotea tricuspidata ist. Ferner gehören hierher Oniscus balthicus Pall. (1772) bei Pallas (3. p. 66) und Dalyell (38. p. 228); Idotea tridentata Latr. (1806) bei Latreille (8. p. 64); Lamarck (21. p. 269), Rathke (29. p. 95) und Grube (53. p. 126); Idotea Basteri Aud. (1809) bei Audouin (9. p. 95), Roux (16), Guérin (17. III. p. 32) und Rathke (20. p. 380); Idotea variegata Roux (1828) (16); endlich Idotea acuminata Fabr. bei Eichwald (26. p. 232). Neuerdings hat auch Meinert (89. p. 81) Pallas Speciesnamen erneuert und unser Thier Idotea Balthica Pallas genannt. Doch irrt er ebenso wie Sars (50. p. 151), wenn er unser Thier mit Idotea pelagica Leach identificirt. Vgl. die Diagnosen für beide Species bei Spence Bate and Westwood (60. p. 379 und 384).

Ob Oniscus tridens bei Scopoli (2. p. 413) und Olivier (6. p. 26) sowie Armida bimarginata bei Risso (15. p. 109) mit unserm Thiere identisch sind, ist mindestens fraglich.

Die vorliegende Arbeit wird in einem descriptiven Theile die vorkommenden Farbenvarietäten aufzuführen und in einem anatomischen Abschnitt diejenigen Elemente des Gewebes zu beschreiben haben, denen die Färbung ihren Ursprung verdankt. Sodann wird es ihre Aufgabe sein, in einem physiologischen Theile die Art der Function der Färbung festzustellen und die phylogenetische Entstehung derselben zu erklären.

I. Descriptiver Theil.

Der erste, der die Färbung von Idotea tricuspidata einer eingehenden Betrachtung unterworfen hat, ist ohne Frage Pallas (3. p. 66). Er beschreibt seine Färbungsvarietäten so ausführlich, wie das nach ihm in ähnlicher Weise nur noch von wenigen, so von Roux (16) und Harger (99. p. 343) geschehen ist. Eine detaillirtere Darstellung als er gab nur Rathke (20. p. 382). Doch übertrifft Pallas alle späteren Nachfolger durch die Feinheit seiner Beobachtung, mit welcher er sogar einige minutiöse, aber charakteristische Geringfügigkeiten in der Zeichnung bemerkt hat, die allen andern entgangen sind. Er sagt: „Mira est colorum varietas, qua ludit. Vulgatissimus color est carneolus, subpellucidus; is autem nunc cinerascens, nunc albicantior, quibusdam virescens, imo pellucide viridis; rarissime rubicundus aut prorsus fuscus. Pellucidiores praeterea et virescentes vel lata fascia cinerascente, dorsum occupante et ad utrumque marginem nigricante, vel gemina fascia parallela, magis minusve saturata, singula utroque margine nigricante, a capite ad scaphae marginem picti observantur. Unicum inveni specimen histrionico plane modo variegatum; virescens, capite et scaphae apice, fascia lata caudam ambiente, et alia circa medium corpus, in dorso deficiente, obsolete atris.“ Diese Beschreibung enthält alle wesentlichen Varietäten und zwar kenntlich genug beschrieben, nimmt jedoch auf die vielen Abweichungen, welche die einzelnen Fälle erleiden, keine Rücksicht.

Man sieht aus der Pallasschen Aufzählung, wie auch aus allen andern Beschreibungen, dass keiner der Beobachter eine grössere Zahl von Individuen vergleichend untersucht hat. Stets hielten sich die Beobachter allein an die gewöhnlichsten oder auch wohl die auffallenden Färbungen, ohne auf die Abweichungen, die auch für die Erklärung der Färbungen von besonderer Wichtigkeit sind, Rücksicht zu nehmen.

Um über die Varietäten eine möglichst vollständige Uebersicht zu erhalten, habe ich Farbenskizzen angefertigt, welche in lithographirten Umrisszeichnungen von der vierfachen Grösse des Thieres alle gefundenen Färbungsvarietäten enthielten. Da ich viele Hunderte von Thieren untersucht und mir von allen, selbst den geringfügigsten Verschiedenheiten Skizzen gefertigt habe, so glaube ich eine ziemlich bedeutende Vollständigkeit erreicht zu haben.

Im allgemeinen kann man die vorkommenden Varietäten in fünf Gruppen eintheilen, die freilich, wie schon erwähnt, fast continuirlich durch Zwischenstufen verbunden sind. Auch hier ist es, wie bei jeder Classification in den biologischen Wissenschaften, allein möglich, die Differenzen zu summiren, bis die Unterschiede so charakteristisch werden, dass bestimmte Stufen aufgestellt werden können, zwischen welche die übrigen Glieder als Zwischenglieder eingereiht werden.

Die erste Gruppe bilden alle einfarbigen Exemplare, gleichviel, welche Farbe sie besitzen. Zu einer zweiten Gruppe gehören alle Individuen, die helle Seitenränder und ein breites dunkles medianes Band besitzen, die einstreifigen Individuen. Die dritte Gruppe enthält alle Thiere mit hellen Seitenrändern, einer schmalen weissen Mediane und zwischen dieser und je einem Rande einem breiteren dunklen Longitudinalbande. Es sind das die zweistreifigen Thiere. Eine vierte Gruppe bilden alle Individuen, die auf dunklem Grund hell gefleckt sind, die gefleckten Exemplare. Die fünfte Gruppe zeichnet sich durch eine Art Querstreifung aus. Es wechseln der Länge des Thieres nach vier tiefschwarzbraune und drei leuchtend weisse unregelmässig geformte Flecken mit einander ab. Diese Thiere mögen die braunweissen heissen.

1. Gruppe. Fig. 1. Den Typus der ersten Gruppe bilden die einfarbigen Exemplare. Dieselben zeigen auf der ganzen Körperoberfläche eine vollständig gleichmässige Färbung. Diese variirt vom hellsten Gelb oder einem blassen bräunlichen Grau bis zum gesättigten Braun, und zwar durchlaufen die Varietäten nicht allein alle gelben und braunen, sondern auch mannigfaltige grüne und rothe Töne. Es können sodann in den zahlreichsten Combinationen die genannten Farben und ihre Nuancen mit einander und auch mit Grau gemischt erscheinen. Für die grünen Farben gilt, dass sie stets den Nuancencharakter des Chlorophylls bewahren. Es kommen gelbgrüne, graugrüne, grünlich braune Farben vor. Die rothen Töne zeigen sich stets dem Braun genähert, so dass nie entschieden hoch- oder carminrothe Farben entstehen. Oft dagegen finden sich rothbraune Töne von jeder Stärke. Die blaue Farbe, die so vielen andern Krustern eigenthümlich ist (vgl. Lereboullet (39), Lunel (65), Pouchet (68. 69) und Weismann (92), fehlt vollkommen. Infolge dessen mangeln auch alle violetten Töne.

Nicht selten sind die Thiere dieser Gruppe so hell, dass sie durchscheinend, ja an den Rändern fast durchsichtig sind. Es bilden diese Exemplare eine Bereicherung der grossen Klasse der Glasthiere, die unter den Isopoden nur wenige Mitglieder zählt.

Dieser ersten Gruppe sind auch alle die Thiere beizufügen, welche folgende charakteristische Abweichungen von der Einfarbigkeit zeigen. Viele Individuen von heller Grundfarbe besitzen dorsal eine dunkle, meist graue, oft aber auch röthliche oder grüngraue Mediane, welche in der Mitte des Kopfes beginnt und am Anfange der Schwanzplatte endigt (s. eine solche in Fig. 3). Sie ist also genau so lang als der Darm und besitzt auch die Breite desselben. Ich möchte in der Folge diese Art der Medianen zum Unterschied von den vom vordern Kopfrande bis zur Schwanzspitze „durchlaufenden Medianen" „Darmmedianen" nennen. Es sei schon hier erwähnt, dass beide Arten von Medianen durch Uebergänge verbunden sind (cf. Fig. 1. 6. 13. 5. 4), sowie dass unbeschadet ihrer longitudinalen Ausdehnung ihre Breite stets die gleiche ist.

Sehr häufig findet man auf diesen dunkeln Streifen median weisse Punkte und Flecken. Man trifft dieselben jedoch auch ebenso oft auf Exemplaren ohne Darmmedianen an. Sie kommen oft nur in geringer Anzahl vor. So zeigen sie sich häufig in nur geringer Grösse auf einzelnen Thoracalsegmenten, am häufigsten je in der Einzahl auf der Mitte des ersten und dritten Segmentes zugleich. Selten findet man Individuen, die nur einen medianen Fleck tragen. Dieser nimmt dann die Mitte des dritten Brustsegmentes ein. Sodann findet man Exemplare, welche neben jenen beiden einen gleichen weissen Fleck auf dem fünften Segment besitzen. Es giebt ferner Thiere, die ausser den genannten Flecken auch solche auf dem zweiten und sechsten, und schliesslich Individuen, bei denen auch das siebente Segment einen Fleck trägt. Auf den Caudalsegmenten und der Wurzel der Schwanzplatte findet man Flecken, wenn solche auf dem sechsten oder auch wohl nur auf dem fünften Thoracalsegmente vorhanden sind. Die in dieser Reihe von successive immer mehr gefleckten Thieren beschriebene Vertheilung der Flecken ist zwar nicht ohne einzelne Ausnahmen, kann aber doch als gültig angesehen werden. Mit der Vermehrung der Zahl der Flecken tritt gleichmässig eine Vergrösserung derselben ein, und zwar geschieht das in der Weise, dass die Flecken, welche am häufigsten vorkommen, stets am grössten sind. So zeichnen sich bei den Individuen mit einer grössern Anzahl

von Flecken namentlich die Flecken des ersten und dritten Segmentes durch ihre Ausdehnung aus. Vor allem besitzt der Fleck des dritten Segmentes stets eine hervorragende Grösse. Mit der Zunahme ihrer Grösse ändert sich auch ihre Gestalt. Abgesehen davon, dass sie oft nicht mehr, wie anfangs, rund, sondern mannigfach anders gestaltet sind (cf. die medianen Flecken in Fig. 2), so sind sie namentlich oft longitudinal verlängert, so dass sie zuletzt die ganze Breite des Ringels einnehmen. Besitzen nun alle Flecken diese Ausdehnung, so schliessen sie lückenlos zusammen und bilden eine weisse Mediane, welche meist gleich der oben erwähnten dunkeln eine Darmmediane bleibt (Fig. 1), sich jedoch in seltnen Fällen auch bis zur Spitze des Abdomens erstreckt. Diese weisse Mediane ist in manchen Fällen ein wenig schmaler als jene dunkle und wird dann, da sie über ihr liegt, von ihr eingefasst (Fig. 1). Sehr selten besitzt die weisse Mediane einen ganz schmalen Saum von brauner Farbe, der als feine Linie ganz um sie herumläuft, in ähnlicher Weise, wie in Fig. 5 ein gleicher Saum die getönten Felder einfasst. Dieser Saum findet sich vorzugsweise bei Thieren mit durchlaufender Mediane.

Ganz vereinzelt zeigen helle Thiere hie und da dunkle Punkte. Umgekehrt hat auch die seltene Ausnahme statt, dass braune Thiere einzelne ungefärbte oder weisse Punkte besitzen. Dieselben fanden sich einige wenige Male so zahlreich vor und waren so regelmässig angeordnet, dass die Thiere feingenetzt erschienen.

2. Gruppe. Fig. 2 und 3. Zu einer zweiten Gruppe stelle ich alle Exemplare zusammen, bei denen die Ränder ungefärbt sind, der Rest der Rückenfläche dagegen dunkel gefärbt ist. Die Ränder umfassen die Seitenplatten und die denselben zunächst gelegenen Theile der Thoracalringel, die Seiten der Abdominalsegmente und einen Theil der Schwanzplatte. Ein Blick auf Fig. 2 oder Fig. 3 zeigt ohne weiteres die Ausdehnung des pigmentirten Abschnittes, eines breiten medianen Bandes. Dasselbe umfasst den Kopf und läuft in gleicher Breite über den ganzen Rücken, um fast genau in der Mitte der Caudalplatte den Rand derselben zu erreichen und dann den distalen Abschnitt derselben in seiner ganzen Breite einzunehmen. Oft schnürt sich dieses Band auf den Schwanzsegmenten ganz seicht ein. Diese Einschnürung ist in Fig. 3 bemerklich, tritt dagegen in Fig. 2 kaum auf. Charakteristisch für die Färbung des pigmentirten Abschnittes ist es, dass er in dem Theile, welcher nicht die lateralen Kanten der Rücken-

fläche des Thieres erreicht, sondern durch den ungefärbten Rand begrenzt wird, lateral von je einer feinen dunkelbraunen Linie eingefasst wird. (Fig. 3.) Das hat schon Pallas bemerkt, der von einer „fascia .... ad utrumque marginem nigricante" (s. oben p. 4) spricht. Diese Einfassung fehlt am Kopfe und verwischt sich auch sehr rasch an den Stellen, an denen das Band die Ränder der Schwanzplatte erreicht. Der ganze übrige Theil des gefärbten Bandes zeigt dieselben Farben, welche für die Thiere der ersten Gruppe beschrieben sind: gelbe, braune, graue, grünliche, rothbraune Farben. Ausserdem finden sich aber auch Thiere von tief schwarzbrauner Färbung (wie in Fig. 4), die in der ersten Gruppe fehlt. Hier gehen natürlich die Einfassungslinien in den allgemeinen Farbenton völlig auf.

Die Angaben, welche oben (p. 6) von einer grauen Darmmediane (Fig. 3) sowie von medianen weissen Flecken (Fig. 2) gemacht worden sind, gelten auch für die zweite Gruppe. Doch finden sich vollständige weisse Medianen nicht so häufig wie dort. Kommen sie aber vor, so sind sie nie von einer braunen Einfassung umgeben. Dass sie fehlt, ist für die (seltenen) hierher gehörigen Thiere, welche eine durchlaufende Mediane besitzen, das einzige Unterscheidungsmerkmal von Mitgliedern der dritten Gruppe, zu welcher alle zuletzt erwähnten weiss gezeichneten Thiere dieser Gruppe unmittelbar überführen.

3. Gruppe. Fig. 4 und 5. Eine dritte Gruppe bilden die Exemplare mit ungefärbten Rändern, einer durchlaufenden weissen Mediane und zu jeder Seite derselben einem gefärbten Streifen. Die Ränder sind von derselben Ausdehnung wie die der zweiten Gruppe, so dass die lateralen Kanten der beiden Streifen genau an dieselben Stellen fallen, welche die laterale Begrenzung des breiten Bandes der Thiere der zweiten Gruppe einnahm. Es gleichen also diese Thiere den einstreifigen bis auf die Mediane, welche das dort einheitliche Band in zwei getrennte Bänder spaltet. Begrenzt werden diese Bänder sowohl lateral als auch medial stets durch je eine constant dunkelbraune Linie. Es sind dieses also die Thiere, die nach Pallas (p. 4) versehen sind „gemina fascia parallela ..., singula utroque margine nigricante". Die Innenfärbung der beiden Streifen zeigt dieselben Verschiedenheiten der Farben, die für die zweite Gruppe gelten und oben beschrieben worden sind. Die Gesammtfärbung geht infolge dessen von ganz hellen Exemplaren, die vier dunkle Längslinien zeigen, allmählich

infolge der Verbindung je zweier derselben durch Färbung in solche mit zwei dunkel- oder schwarzbraunen Bändern über. (Fig. 4.)

Nicht selten ist die weisse Mediane nicht ganz vollständig, sondern es sind die beiden dunkleren Farbenfelder sowohl an der vordern Kopfkante als auch an der Schwanzspitze durch gleichgefärbte Brücken verbunden. Während dieselben jedoch am Kopfe nur schmal sind und höchstens ein viertel, meist nur einen geringeren (Fig. 4) Abschnitt der Kopflänge betragen, können sie sich auf der Schwanzplatte breiter ausbilden. Sie erreichen in einzelnen Fällen sogar eine Breite von der Hälfte der gesammten Abdomenlänge. Solche Thiere ähneln dann sehr den in der zweiten Gruppe zuletzt beschriebenen und bilden in der That einen guten Uebergang zwischen beiden Gruppen. Sie unterscheiden sich freilich von ihnen durch den Besitz der braunen Linie, welche die Mediane einfasst. In diesem Merkmal stimmen sie mit den oben (p. 7) beschriebenen Exemplaren der ersten Gruppe überein, von denen sie wieder durch ihren breiten ungefärbten Rand differiren. Man sieht jedoch gerade aus diesen Uebergangsformen, dass die Grenzen unserer fünf Gruppen willkürlich gezogen sind.

Die weisse Mediane zeigt zuweilen vereinzelte braune Punkte, die zu je zweien bis vieren auf jedem Thoracalsegment resp. dem vordern Theile des Abdomen stehen.

Zu dieser Gruppe möchte ich ferner (auch aus physiologischen Gründen) Individuen rechnen, welche einen Uebergang zur fünften Gruppe bilden. Ich fand dieselben nur in geringer Anzahl; sie waren unter allen Varietäten am seltensten. Es sind Exemplare, deren beide Streifen nicht ununterbrochen über die ganze Länge des Körpers verlaufen, sondern Unterbrechungen erleiden (Fig. 5). Bei einigen der wenigen Exemplare waren die Bänder nur auf der vordern Hälfte des fünften Brustsegmentes sowie in dem mittleren Drittel der Abdominalplatte unterbrochen. Bei einem Exemplare dehnte sich dabei die Mediane nicht auf den Kopf aus, und die vordere Unterbrechung der Bänder betraf nicht ihre mediale Einfassung. Bei den übrigen der hierher gehörigen Individuen, nach deren einem Fig. 5 gezeichnet worden ist, fand sich noch eine dritte Unterbrechung, welche das erste Thoracalsegment und zum Theil auch einen kleinen vordern Abschnitt des zweiten Segmentes in sich begriff. Die zweite Unterbrechung, die der obigen ersten entspricht, war auf das ganze fünfte Segment oder doch auf den grössten Theil desselben ausgedehnt und umfasste zugleich den grössten hintern Abschnitt des vierten Segmentes. Es blieben auch

hier in beiden Unterbrechungen wenigstens Reste der medialen Einfassung zurück (Fig. 5). Die Unterbrechung der Caudalplatte erstreckte sich im letzten Falle oft auf einen grössern Abschnitt als auf ein Drittel desselben (Fig. 5).

Die Färbung dieser Thiere war derart, dass die Unterbrechungen der beiden Bänder gleich der Mediane weiss gefärbt waren, während die Ränder auch hier ungefärbt blieben. Die Innenfärbung der dunklen Flecken entsprach den Färbungen der Gruppe 1. Schwarzbraune Exemplare fand ich nicht. Der dunkelbraune Saum der Reste der beiden Streifen setzte sich nicht selten mehr oder weniger auf ihre Begrenzungslinien gegen die weissen Unterbrechungen fort. Man sehe hierfür in Fig. 5 vor allem die vorderen Begrenzungen der beiden Farbenfelder der Schwanzspitze.

4. Gruppe. Fig. 6. Zu einer besonderen ferneren Gruppe fasse ich alle die Thiere zusammen, die gefleckte heissen können. Freilich könnte man sie insgesammt unter die drei ersten Gruppen vertheilen, doch zeichnen sie sich alle durch das durchgehende Merkmal aus, dass die Farbentöne, die mannigfach auf dem Körper vertheilt sind, keine continuirlichen Flächen bilden, sondern stets von hellen und zwar meist und grösstentheils weissen Flecken unterbrochen sind (Fig. 6).

Uebergangsformen von der ersten Gruppe bilden Exemplare, welche sich an die oben (p. 7) erwähnten Individuen mit ungefärbten oder weissen Punkten anschliessen. Es sind Thiere mit einer geringen Anzahl ungefärbter oder auch wohl weisser kleinerer und grösserer Flecken. Eine zweite Uebergangsreihe bilden Exemplare, in deren gelbe oder braune Allgemeinfärbung weisse Punkte eingestreut sind, die unregelmässige kurze Linien bilden. Sie finden sich von je dreien oder vieren bis zu einem oder mehreren Dutzenden auf jedem Brustsegmente und in entsprechender Anzahl auf den Caudalabschnitten. Ein drittes Uebergangsmoment, welches neben den erwähnten Färbungen oder auch für sich zur Geltung kommt, bildet das Vorkommen von ungefärbten hinteren Ecken der Seitenplatten. Alle Formen, die diese Färbungen zeigen, schliessen sich in völliger Continuität an die erste Gruppe an.

Treten die weissen Punkte nicht einzeln auf, sondern in Gruppen, d. h. sind kleinere und grössere weisse Flecken vorhanden, so finden sich dieselben häufig noch nicht über die ganze Rückenfläche hin gleichmässig zerstreut, sondern treten etwa, von der Grösse der hellen Flecken auf der Schwanzplatte in Fig. 6, nur

auf der Grenze der dorsalen Brustringel und der Seitenplatten auf dem ersten, auf der hinteren Hälfte des vierten und der vordern des fünften Brustsegmentes auf und nehmen die Spitzen der beiden ersten Abdominalsegmente und einen viereckigen Fleck in der Mitte der Schwanzplattenkante ein. Solche acht oder zehn weisse Flecken finden sich häufig; meist sind sie verbunden mit unregelmässig auf der übrigen Rückenfläche zerstreuten weissen Punkten.

Ist die Zahl der Punkte und Flecken grösser, so erscheint die ganze Fläche mehr oder weniger gefleckt und bei regelmässiger Anordnung und Ausdehnung der Flecken oft grobnetzig. Die weitaus häufigste Zeichnung, die daher wohl als typisch für die vierte Gruppe gelten kann, zeigt Fig. 6. Es entspricht dieses Thier einem einfarbigen mit weisser Darmmediane. Exemplare, die sich auf einfarbige Thiere ohne Darmmediane zurückführen liessen, kommen nicht so häufig vor. Die weissen Flecken sind meist in der Weise angeordnet, dass sich auf jedem Thoracalsegmente ein grösserer medianer und zwei kleinere laterale Flecken finden. Die Grenze zwischen den Ringeln und den Seitenplatten ist meist gleich den lateralen Theilen der vorderen und hinteren Kanten der Ringel sowie gleich dem vorderen Abschnitt der Seitenplatten dunkel gefärbt, während der hintere, sehr oft rhombische Theil der letzteren meist ungefärbt bleibt und nur in seltenen Fällen die weisse Farbe zeigt. Wie die medianen Flecken fast den ganzen mittleren Theil der Segmente einnehmen und bei genügender Grösse eine ununterbrochene Mediane bilden können (Fig. 6), so stellen auch die lateralen Flecken hie und da vier Bänder dar, die jedoch stets unregelmässig und nie continuirlich sind. Der Kopf besitzt meist einen mittleren Fleck, der das Vorderende der Mediane bilden kann, und mehrere unregelmässige seitliche Flecken, die in keine Beziehungen zu denen der Segmente treten. Das Abdomen ist stets ähnlich wie in Fig. 6 gezeichnet. Allein constant sind je ein oder zwei grössere weisse Flecken in der Mitte resp. auf je einem Drittel des Schwanzplattenrandes, welche die Reihe der Seitenplattenflecken fortsetzen. Regelmässig finden sich auch weisse mediane Flecken, soweit das Gebiet der Darmmediane reicht, resp. findet sich der hintere Abschnitt derselben vor.

Abweichungen von diesem gewöhnlichen Vorkommniss finden sich nicht selten. Ueberhaupt variirt die Zeichnung der gefleckten Thiere in viel höherem Maasse wie die der einfarbigen, der ein- und zweistreifigen. Oefters sind die Seitenplatten des ersten

Segmentes in ihrer ganzen Ausdehnung dunkel gefärbt, oder es ist im Gegentheil ausser ihrem hinteren Abschnitt auch ihre vordere Spitze ungefärbt oder gar weiss. Der letztere Fall trifft z. B., zugleich auch für das zweite Segment, in unserer Fig. 6 zu. Es finden sich ferner zuweilen nicht je zwei, sondern nur je ein, aber dann entsprechend breiterer lateraler Fleck auf den Thoracalringeln, so dass die Färbung der von Asellus aquaticus ähnlich ist (s. Sars. 59, Tab. 8, Fig. 7). Vgl. hierfür auch Fig. 13. Aehnliche Abweichungen sind nicht selten.

Auch unter den Thieren, die man der Anordnung ihres Farbenfeldes wegen den einstreifigen zuweisen müsste, finden sich manche, welche keine homogen braune Färbung besitzen, sondern deren breites medianes Band gefleckt ist. Auch hier bilden den Uebergang Exemplare mit einzelnen hellen oder weissen Punkten oder mit dunkler feinnetziger Zeichnung auf hellem Grunde. Jedoch treten hier die relativ kleinen Flecken gegen die breiten zusammenhängenden ungefärbten Ränder nicht in dem Maasse hervor als bei den oben beschriebenen Verwandten der einfarbigen Thiere. Die lateralen Flecken der Brustsegmente sind stets nur zu je einem vorhanden. Eine weisse Darmmediane findet sich nicht selten. Diese Thiere führen unmittelbar zu gefleckten Abkömmlingen der zweistreifigen Individuen über.

Diese zeigen für ihre beiden Bänder die gleichen Verhältnisse, wie sie soeben für das eine Band der einstreifigen beschrieben worden sind.

Da alle der ein- und zweistreifigen Gruppe nahestehenden Individuen der vierten Gruppe in der Ausdehnung ihrer Farbenfelder und auch in der braunen Umsäumung derselben durchaus ein analoges Verhalten wie die ein- und zweistreifigen Thiere selbst zeigen, so stehen sie ohne Frage diesen letzteren näher, als die fleckigen Abkömmlinge der ersten Gruppe den einfarbigen Thieren.

Für die Farbentöne der bisher stets im Gegensatz zu den weissen und ungefärbten Flecken dunkel gefärbt genannten Stellen gilt die Beschreibung, die für die einfarbigen Thiere gegeben ist. Ist der Ton ein sehr heller, so sind die hierher gehörigen Thiere erst durch eine genaue Prüfung von den Individuen der drei ersten Gruppen zu unterscheiden, da das Weiss oft gelblich erscheint und sich daher wenig von dem benachbarten blassen Gelbbraun oder Grau abhebt.

Selten kommt es vor, dass jeder einzelne helle Fleck eine

braune Umrandung trägt, welche dann bei jeder Nuancirung der Grundfarbe bestehen bleibt.

5. Gruppe. Fig. 7 bis 12. Zu einer letzten Gruppe müssen alle die Thiere vereinigt werden, deren Färbung und Zeichnung bedeutend von allen andern Färbungen und Zeichnungen abweichen und daher am meisten auffallen. Es wechseln nämlich hier leuchtend weisse oder doch gelblichweisse und tiefschwarzbraune Flecken von sehr unregelmässiger Gestalt derart ab, dass entgegen der sonst stattfindenden Längsstreifung eine Art Querstreifung zu Stande kommt. Auch findet man die dunkeln Stellen nie heller gefärbt als tiefschwarzbraun, durch einen Farbenton also, wie er bei den einfarbigen und den gefleckten Thieren gar nicht, bei den ein- und zweistreifigen Individuen verhältnissmässig nur selten vorkommt. Diese braunweissen Exemplare sind denn auch allen Autoren, welche auf die Färbung unseres Thieres geachtet haben, aufgefallen. So nennt z. B. Leach (10. p. 264) ihre Färbung „cremore maculatus“; Gould (27. p. 338) bezeichnet die Thiere „mottled“ with „strawcolor“; bei Rathke (29. p. 21) ist die Rückenfläche „zum Theil dunkelbraun, zum Theil strohgelb“; Zaddach (30. p. 10) nennt sie „albis nigrisque maculis varie inductae“; und ihnen folgen mehrere neuere. Pallas (3) giebt bereits eine gut erkennbare Abbildung auf Tab. IV. Fig. 6 D, die unserer Fig. 11 ähnlich ist, mit dem Unterschied freilich, dass bei Pallas der braune Fleck des zweiten, dritten und vierten Thoracalsegmentes fehlt. Auch Roux (16) bildet auf Pl. 30 Fig. C. 4 ein hierher gehöriges Exemplar ab, dessen Zeichnung ebenfalls der unserer Fig. 11 nahe kommt.

Bei allen hierher gehörigen Thieren sind stets der Kopf und das letzte Drittel der Schwanzplatte braun. Gleichgefärbt sind zwei Flecken von sehr variabler Ausdehnung und Form, welche mit jenen beiden und unter einander oft gar nicht zusammenhängen (Fig. 10), oft derart verschmolzen sind, dass die ganze Fläche mit Ausnahme einiger weniger kleinen weissen Flecken braun ist. (Fig. 7). Diese kleinen Flecken repräsentiren die Ueberbleibsel jener weissen Stellen, die in andern Fällen (Fig. 10) den grössten Theil des Thieres einnehmen. Zwischen diesen beiden Extremen liegen die mannigfaltigsten Uebergänge. Ein Durchschnittsbild für das Verhältniss zwischen den weiss und braun gefärbten Flächen giebt Fig. 11.

Das Centrum des vorderen der beiden Thoracalflecken bildet

das dritte Brustsegment, das mit wenigen Ausnahmen gänzlich braun gefärbt ist (Fig. 7. 8. 10. 11). Einige Male fand ich, dass die hinteren Ecken der Seitenplatten nicht an dieser Färbung Theil nahmen. Nur einen seltenen Ausnahmefall illustrirt Fig. 9, die Abbildung eines Exemplares, welches sich überhaupt durch eine ungewöhnliche mediane Beschränkung und die longitudinale Ausdehnung der beiden brustständigen Flecken auszeichnete. Von dem dritten Segmente aus erstreckt sich der braune Fleck meist nur auf die Mitte des zweiten (Fig. 8. 10. 11). Oft umfasst er jedoch das ganze oder wenigstens fast das ganze zweite Segment (s. für den letzteren Fall Fig. 7). Mit dem Kopffleck ist er fast stets, auch wenn das zweite Segment zum grössten Theil weiss bleibt, durch eine mediane Brücke verbunden, welche sich oft derart nach vorn verbreitert, dass der ganze vordere Rand des ersten Segmentes (ähnlich wie in Fig. 8) braun ist und den Kopffleck vergrössert. Ist das zweite Segment nur in der Mittellinie braun gefärbt, so treten häufig an den vorderen Ecken desselben zwei kleine braune Flecken auf. (Fig. 8 und 10.)

Nach hinten findet in den allermeisten Fällen eine Verbindung mit dem dritten Fleck statt, dessen Mittelpunkt in das sechste Segment fällt. Diese nimmt in sehr wechselnder Form die Mitte des vierten und fünften Segmentes ein. Oft ist der ganze vordere Rand des vierten Segmentes gleichfalls braun, oft sind neben der medianen Brücke noch kleinere laterale Flecken vorhanden, wie es den namentlich gemäss der von Fig. 11 repräsentirten Form häufig ist, dass sich am vordern Rand des vierten Segmentes noch zwei grössere Flecken befinden. Oft ist die Verbindungsbrücke in mehrere Flecken aufgelöst, von denen bei dem gänzlichen Fehlen der Brücke meist einzelne zurückbleiben. (Fig. 10.) Das andere Extrem bilden Fälle, in denen die Verbindung so stark ausgebildet ist, dass nur einige (meist zwei) weisse Flecken restiren, welche auf der Grenze des vierten und fünften Segmentes je am Rande oder je in der Mitte der rechten und linken Körperhälfte zu liegen kommen. (Fig. 7).

Diese Brücke geht auf dem sechsten Segmente in den dritten Fleck über. Derselbe nimmt bei der einen Hälfte der Thiere das sechste und siebente Segment ein (Fig. 8); in der andern Hälfte ist am Vorderrand des sechsten Segmentes jederseits ein mehr oder minder ausgedehntes Stück weiss pigmentirt (Fig. 11). Dieses umfasst zuweilen den grössten Theil des Segmentes (Fig. 10). Ebenso bleiben oft die Seitenplatten oder wohl auch ein grösserer lateral

und hinten gelegener Abschnitt des siebenten Segmentes weiss (Fig. 10 und 11). Die Abdominalsegmente und das vordere Drittel und Viertel der Schwanzplatte sind fast stets braun gefärbt. Oefters freilich sind die Randparthieen der beiden ersten Caudalsegmente weiss (Fig. 8 links). Das tritt namentlich ein, wenn auch das siebente Brustsegment die oben aufgezählten weissen Zeichnungen trägt. (Fig. 10. 11.) Das dritte Abdominalsegment und die vordere Randparthie der Schwanzplatte sind stets braun gefärbt, ausgenommen natürlich den seltenen Fall, dass überhaupt der braune Fleck den Rand des Thieres nicht erreicht (Fig. 9).

Bei vielen Thieren ist hiermit die Färbung abgeschlossen. Oft jedoch ist ein weit grösserer Theil der Schwanzplatte braun gefärbt. Nicht allein zeigt oft die ganze vordere Hälfte derselben die braune Farbe, sondern es sind auch häufig die beiden braunen Flecken derart vergrössert, dass nur ein schmales weisses Querband zwischen ihnen übrig bleibt. (Fig. 11.) Schliesslich tritt neben jeder sonstigen Ausdehnung der beiden Caudalflecken noch eine mediane Vereinigung derselben auf, so dass nur zwei sehr verschieden grosse und umschriebene weisse Randflecken übrig bleiben. (Fig. 8.)

Das sind in groben Umrissen die wichtigsten Varietäten der braunweissen Thiere. Zieht man in Betracht, dass diese Thiere stets neben einem leuchtenden Weiss ein tiefes Schwarzbraun zeigen, und überschlägt man die grosse Variabilität in der Form der Flecken, deren oben gegebene Einzelbeschreibungen aufs mannigfachste combinirt sind, so wird man es natürlich finden, dass die Thiere dieser Gruppe am meisten in die Augen fallen. Man findet alle Uebergänge von weiss erscheinenden Exemplaren mit entschiedener Quer- (Fig. 10) oder annähernder Längsstreifung (Fig. 9) bis zu ganz dunkelen Thieren, welche nur je drei oder gar nur zwei weisse Randflecken besitzen. Man denke sich z. B. in Fig. 7 die beiden mittleren weissen Flecken an den Rand gerückt und die weisse Schwanzbinde erloschen, und man erhält eine solche Färbung. Genau dieselbe Zeichnung aber zeigen nicht zwei Individuen. Wenn daher De Kay (31 p. 43) von unserm Thiere im allgemeinen sagt: „Scarcely any two individuals are alike in their markings", so kann man für die braunweissen Thiere an die Stelle des scarcely mit Recht ein never setzen.

So isolirt diese Gruppe dazustehen scheint, so finden sich doch auch für sie Uebergangsformen. Eine derselben ist bereits oben (p. 9), am Schlusse der Besprechung der zweistreifigen

Thiere, erwähnt worden. Man denke sich ein dunkel gefärbtes Thier von der Zeichnung Fig. 5, dessen Mediane zwischen den dunkeln Flecken ebenfalls dunkel ist, und man hat fast genau die Färbung Fig. 9.

Der fünften Gruppe sind auch einige Uebergangsstufen zu der vierten Gruppe anzuschliessen. Ich fand hierher gehörige Thiere nur in sehr geringer Zahl, die jedoch genügend alles zeigten, was ihre Stellung characterisiren konnte. Die Mehrzahl derselben (Fig. 12) besass eine Zeichnung, wie sie ähnlich Fig. 10 und 11 darstellen. Zwei Exemplare entsprachen Fig. 9, jedoch waren die beiden Thoracalflecken breiter und mit parallelen Seitenrändern ausgestattet. Sie waren also ähnlich wie die Flecken in Fig. 5 gestaltet, wenn man dort je zwei zusammengehörige Bandstücken sich vereinigt denkt. Alle diese Thiere zeigten auf den braunen Flecken eine Anzahl weisse Punkte und Fleckchen, deren Grösse zwischen denselben Grenzen schwankte, wie die der hellen Flecken in Fig. 6 (Fig. 12). Dazu kam, dass diese Individuen nicht, wie die andern Thiere dieser Gruppe, ein tiefes Schwarzbraun aufwiesen, sondern heller, ja bisweilen so hell gefärbt waren, dass man nur mit Aufmerksamkeit die weissen von den blassbräunlichen Stellen unterscheiden konnte. Die Farben der dunkeln Stellen waren die gleichen wie die der gefleckten Thiere. Fig. 12 zeigt eins dieser Thiere von mässig dunklem braunen Farbenton.

Individuen, die sich in keine der fünf Gruppen einreihen lassen, habe ich nur in seltenen Fällen gefunden. Auch sie beweisen, dass unsere Gruppen nicht ohne Uebergänge dastehen.

Als Beispiel dafür dass Zeichnungen vorkommen, welche nicht in eine unsrer Gruppen gehören, sondern sich mehreren Gruppen anschliessen, sei das in Fig. 13 abgebildete Exemplar angeführt. Dasselbe entspricht für den Kopf, den Thorax und den vordern Abschnitt des Abdomen ungefähr einem gefleckten Thiere (Fig. 6). Es war hier dunkelbraun gefärbt mit Ausschluss 1) einer in der Mitte des Kopfes beginnenden weissen Mediane; 2) der hinteren Seitenplattentheile und je eines lateralen runden Fleckens auf dem zweiten bis letzten Thoracalsegmente, sowie des äussern Drittels der Caudalsegmente, welche alle constant hellgelbbraun gefärbt waren. Die Mediane ging in das ebenfalls weiss pigmentirte zweite Drittel der Schwanzplatte über. Das distale Drittel derselben war rothbraun mit einem vordern dunkelbraunen Saume.

In seltenen und offenbar abnormen Fällen finden sich auch

zweierlei braune Töne auf demselben Thiere, abgesehen von den häufigen braunen Einfassungen. Ich fand drei Thiere, von welchen je eins ein einfarbiges und zweistreifiges war. Diese waren auf der vordern Hälfte des Körpers, im Umfang des Kopfes und der vier ersten Thoracalsegmente, dunkler gefärbt als auf der hintern Hälfte. Bei einem dritten Thiere zeichneten sich die Caudalsegmente und ein vorderer Theil der Schwanzplatte durch einen helleren Ton aus.

Schliesslich mögen noch einige Bemerkungen Platz finden, welche alle fünf Gruppen gemeinsam betreffen.

Zunächst gilt für die Zeichnungen eine fast durchgehende Symmetrie, wie sie durchaus die Fig. 1. 2. 3. 4. 7. 9. 12 und 13 und doch annähernd Fig. 5 und 6 zeigen. Nur in der braunweissen Gruppe finden sich häufiger Abweichungen. So ist z. B. in Fig. 8 und 11 die Anordnung der weissen Randflecken auf dem sechsten und siebenten Thoracal- und den beiden ersten Abdominalsegmenten eine unregelmässige, und ähnlich sind die Formen der braunen Flecken in Fig. 8 auf dem fünften und in Fig. 11 auf dem ersten Thoracalsegment keine symmetrischen. Sehr häufig finden sich auch bei den gefleckten Thieren kleine Unregelmässigkeiten in Gestalt und Zahl der hellen Flecken.

Es ist ferner im vorhergehenden allein auf die Färbung der Rückenfläche Rücksicht genommen worden. Abgesehen von später zu erörternden physiologischen Gründen konnte das auch aus anatomischen geschehen. Die ventrale Fläche ist stets viel weniger charakteristisch als die dorsale gefärbt. Bei den einfarbigen, den ein- und zweistreifigen Thieren zeigt sie einen gleichmässigen Farbenton, welcher dem dunkeln der Rückenfläche gleicht. Die ventrale Fläche der gefleckten und braunweissen Thiere ist ähnlich wie die dorsale gezeichnet, zeigt jedoch nie die Zeichnungen, die ohne dies durch die Gelenkflächen der Gliedmassen verwischt werden, in so präciser Form und Färbung wie die Rückenfläche.

Für die Gliedmassen gilt folgendes. Die vier ersten Schwanzfusspaare sind von dem letzten Fusspaare, das einen Kiemendeckel darstellt, bedeckt. Es kommt für die Färbung also nur dieses Paar in Betracht. Als integrirender Theil der Bedeckung der Bauchfläche nimmt es an der soeben beschriebenen Färbung derselben Theil. Die Antennen sind stets dem Kopf resp. dem vordern Kopfrande gleich gefärbt, doch nimmt die Intensität der Farbe mit der Stärke der Glieder beträchtlich ab. Die proximalen Beinglieder sind gleich den Theilen der Bauchfläche gefärbt, mit

denen sie articuliren. Doch sind sie niemals ungefärbt und auch nur selten weiss gefleckt. Sie sind, falls sie an ungefärbte oder weisse Stellen anschliessen, meist hellbräunlich pigmentirt. Die Krallen der Füsse bleiben stets ungefärbt.

Gleichfalls nicht gefärbt ist die Umrandung des gesammten Thierkörpers in einer Breite, die für ein Caudalsegment Fig. 21 zeigt. Diese Umrandung ist makroskopisch nur eben sichtbar.

---

2. Anatomischer Theil.

Es ist die Aufgabe dieses Theiles, die beschriebenen Farben und ihre Anordnung auf ihre histologischen Grundlagen zurückzuführen.

Alle Töne, welche grün oder mit grün combinirt erscheinen, gehören nicht dem Thiere selbst an. Stets sind es Epiphyten und zwar niedere Algen, welche die grünliche Färbung hervorrufen. In ähnlicher Weise modificiren häufig Diatomeen die Farbe durch ihre characteristisch gelbbraune Farbe. Andere Organismen, wie auf dem Panzer angesiedelte Infusorien, beeinflussen die Färbung nicht.

Auch die Elemente, welche die oben (p. 6) beschriebenen Darmmedianen von grauer, röthlicher oder grüngrauer Farbe erzeugen, gehören nicht den Geweben des Thieres an. Jene Medianen verdanken ihr Entstehen dem Umstande, dass der Darminhalt mit seiner durch rothe oder grüne Pflanzenreste oft modificirten Eigenfarbe durch das helle Thier durchscheint. (Vgl. auch Weber 107.) Diese Darmmedianen gehören zu den Bruchschen (42. p. 96) „Congestionsfärbungen.“ Die Darmmedianen von weisser Farbe gehören nicht hierher.

Unter den Färbungen, welche sich auf histologische Elemente von Idotea tricuspidata zurückführen lassen, sind zunächst die nicht pigmentirten Stellen zu besprechen. Ich habe oben oft das Wort „ungefärbt“ als Synonym für den schwerfälligeren Ausdruck „nicht pigmentirt“ gebraucht. Es gehören hierher vor allem die breiten Ränder der ein- und zweistreifigen Thiere und der ähnlich wie sie gezeichneten gefleckten Exemplare, sowie die bei den einfarbigen und gefleckten Thieren beschriebenen ungefärbten Punkte und Flecken. (p. 7 und 10). Diese Stellen besitzen natürlich auch eine Farbe, aber kein Pigment, und konnten im Gegensatz zu den weiss oder braun pigmentirten Stellen gut

als ungefärbt bezeichnet werden. Sie erscheinen in Wahrheit blass gelb, weisslich oder röthlich. Sie verdanken diese Farben stets nur der Eigenfarbe des Chitins, die nicht selten durch die durchscheinenden Fett- und Muskelmassen modificirt wird. Vermöge ihrer Eigenfarbe hat die Chitindecke natürlich auch auf jede andere Färbung Einfluss, den sie jedoch nur bei dem weissen Pigment erfolgreich ausüben kann. Dieses erscheint oft „gelblichweiss" (p. 13) oder sogar „strohgelb" (p. 13). Ganz rein tritt die Farbe des Chitins in der oben (p. 17) erwähnten hellen Umrandung des ganzen Thieres auf. Hier sieht man eben den das Thier einhüllenden Chitinpanzer im Profil ohne die unter ihm gelegenen andern Gewebselemente.

In manchen Fällen sind es auch Oeltropfen, welche, in die Hypodermis eingelagert, eine gelbe Farbe hervorrufen oder die Farbe entsprechend verändern. (Vgl. Siebold 35. p. 421.)

Alle andern Farben, also namentlich die weissen, rothen und braunen Töne aller Intensitätsgrade, sind auf den Inhalt von Chromatophoren zurückzuführen, welche der Hypodermis eingelagert sind. Diese besteht aus einer obern Schicht (Fig. 22 h_1) von chitinogenen Zellen und einer unteren Lage (Fig. 22 h_2), die eine körnige protoplasmatische Masse mit regelmässig eingestreuten Kernen ist (Fig. 14 *n*). Zellgrenzen sind in derselben nicht vorhanden. Man kann sie auf keine Weise, auch nicht durch die Versilberung, zur Anschauung bringen. Wenn also Huxley (104. p. 150) die Hypodermis des Flusskrebses als ein Zellenaggregat auffasst, dessen Grenzen im frischen Zustand nicht zu sehen sind, so liegt hier eine noch weiter gehende Vereinigung der Hypodermiszellen vor, über deren Entstehen freilich nur die Entwickelungsgeschichte unseres Thieres Auskunft geben kann. Die Function der Chromatophoren, die unten besprochen werden wird (p. 23), spricht übrigens ebenfalls für das Fehlen von Zellwänden.

In diese untere Schicht der Hypodermis sind die Chromatophoren in regelmässigen Abständen eingelagert. Sie nehmen die ganze Dicke dieser Schicht ein und ragen mit ihren Leibern auch wohl ein wenig in die obere Hypodermisschicht und in das unter ihrer Mutterschicht liegende Bindegewebe hinein (Fig. 22). Sie stehen durchschnittlich 60 bis 80 μ. von einander ab. Es findet dabei zwischen erwachsenen kleinen und grossen Exemplaren kein oder nur ein höchst geringer Unterschied statt. Ich habe die Anzahl Chromatophoren einer gleichgrossen Fläche bei sehr verschieden grossen Exemplaren (von 10 Mm. bis 20 Mm. Länge) ge-

zählt und höchstens einen geringen Ueberschuss bei den kleineren Thieren, meist keine wesentliche Differenz gefunden. Nur in einzelnen Fällen, die unten näher besprochen werden, stehen die Chromatophoren viel zerstreuter.

Die Grösse der Chromatophoren, deren jede den Werth einer Zelle besitzt, ist beträchtlich. Sie messen durchschnittlich 18—80 μ., je nach dem Stande ihrer Dilatation. Nur in einzelnen Fällen, wenn sie ganz vereinzelt stehen, können sie einen Flächenraum bis von 150 μ Durchmesser einnehmen (Fig. 18). Sie sind selbst im contrahirten Zustande infolge ihrer Grösse und des mit der Abnahme derselben wachsenden Contrastes, den ihre braunen Körper gegen die helle Umgebung bilden, bei einiger Aufmerksamkeit mit dem unbewaffneten Auge unschwer sichtbar. Sie erscheinen als feine Punkte und sind daher auch, soweit sie braun gefärbt sind, schon früher in die makroskopischen Beschreibungen aufgenommen worden. Bereits Leach (10. p. 364) nennt unser Thier „fusco-punctatissimus". Desmarest (13. p. 373. 14. p. 289) nennt die Farbe in gleicher Weise „ponctuée de brun". Roux (16) bezeichnet zwei seiner Varietäten als „punctulata" und „fusco-punctata". Rathke (20. p. 380) spricht von einer „grossen Menge schwarzer Punkte" oder sagt (29. p. 21), das Thier sei mit „vielen sehr kleinen schwarzen Punkten besprengt". Ihnen folgen viele andere, so Eichwald (26. p. 232), Zaddach (30. p. 10) u. a. m.

Die Chromatophoren besitzen Kerne (Fig. 15 *n*. 18 *n*), die freilich oft durch das Pigment verdeckt sind (Fig. 14. 22). Doch kann man sie schon bei mässig dilatirten Chromatophoren (Fig. 15) deutlich sehen. Sie lassen sich durch Pikrokarmin gut darstellen, und es bildet in so gefärbten Präparaten die carminrothe Farbe des Kernes einen scharfen Gegensatz zu der braunrothen des Pigmentes. In frischen Präparaten (Fig. 20. 21) sieht man die Kerne besser als in solchen, welche schon längere Zeit dem Alcohol oder Glycerin ausgesetzt waren (Fig. 17. 19). Exemplare, die mit Wickersheimerscher Conservirungs-Flüssigkeit behandelt waren, zeigten die Kerne stets gut erhalten. Von einem solchen stammt Fig. 15.

Die Farbe verdanken die Chromatophoren Pigmenten von feinkörniger, fast staubartiger Beschaffenheit, die gleichmässig in den ganzen extranuclearen Zellleib eingelagert sind. Das weisse und das braune Pigment unterscheiden sich nur durch ihre Farbe. Während die braunen Chromatophoren bei auffallendem Lichte nicht immer rothbraun, sondern oft kaffee- und graubraun er-

scheinen, zeigen sie im durchfallenden Licht stets ein schönes Rothbraun, das je nach dem Dilatationsgrad der Chromatophoren gesättigt ist. Das weisse Pigment besitzt natürlich nur im auffallenden Licht diese Farbe. Im mikroskopischen von unten beleuchteten Präparate erscheint die weisse Chromatophore stets opak und zwar gewöhnlich gelblichgrau. Sie erscheint selbst im contrahirten Zustand nie so dunkel wie eine braune Chromatophore. Fig. 20 u. 21 geben das Verhältniss der Tonintensitäten im durchfallenden Lichte wieder (*w* weisse Chromatophoren. Alle andern sind braun).

Die Chromatophoren besitzen keine Membran, sondern sind nackte Zellen. Ihnen ist in hohem Masse das Vermögen eigen, ihre Form zu ändern. Wir finden den Mechanismus von formändernden Chromatophoren auf dreierlei Art beschrieben. Erstens giebt es amöboide Zellen, wie als solche die Chromatophoren der Kephalopoden bereits von Wagner (28 p. 36) beschrieben worden sind. Diese erklärten später Kölliker (32 p. 71), Harless (33 p. 42), H. Müller (44 u. 45 p. 337) u. a. für passiv bewegt. Und zwar sollten diese Chromatophoren durch Muskelfibrillen, die radiär um sie gestellt an ihre Membran ansetzten, bewegt werden. Das ist die zweite Art, auf welche Chromatophoren ihre Form ändern. Harting (75, 76 p. 209) bestritt zwar die Existenz dieser Muskelfasern, doch ist dieselbe sicher gestellt. Neuerdings hat den Mechanismus Krukenberg (105) ausführlich erläutert. Drittens beschreibt Brücke (41 p. 198) beim afrikanischen Chamäleon Chromatophoren von constanter dilatirter Form, aber mit beweglichem Pigment, welches aus den Ausläufern entleert werden kann.

Die Chromatophoren von Idotea tricuspidata gehören ohne Zweifel der Klasse der amöboiden Zellen an. Es geht zunächst aus tingirten Präparaten (Fig. 14. 22) aufs deutlichste hervor, dass keine Muskelfibrillen vorhanden sind, um die Chromatophoren zu bewegen. Sodann müssten Zellen mit einem Bewegungsapparat von Muskelfasern im Zustande der Dilatation von Kreisbögen begrenzt sein und mehr oder minder regelmässig sternförmig aussehen, ein Umstand, den Harless ausdrücklich betont (33 p. 42). Es möchte aber unmöglich sein, eine derartige Begrenzung an Chromatophoren, wie sie Fig. 17 oder gar Fig. 19 zeigen, zu erkennen.

Unsere Chromatophoren sind auch nicht wie die von Brücke beschriebenen organisirt. Dagegen spricht zuvörderst, dass entleerte Ausläufer nicht constatirt werden konnten, schlagender je-

doch noch, dass sich Chromatophoren, welche mikroskopisch am lebenden Thier beobachtet und gezwungen wurden, sich mehrere Male nach einander wechselweise zu dilatiren und zu contrahiren, nicht selten zu verschiedenen Formen expandirten.

Zu alle dem kommt schliesslich noch hinzu, dass bisher bei sehr vielen Crustaceen amöboide und zwar nur amöboide Chromatophoren beschrieben worden sind.

Eine vierte Klasse von Chromatophoren bilden, nebenbei erwähnt, die unbeweglichen, wie sie z. B. für Phylirrhoe bucephalum von H. Müller und Gegenbaur (46 p. 358) beschrieben worden sind. Es finden sich auch an unserem Thiere an gewissen Stellen und bei gewissen Färbungen unbewegliche Chromatophoren (cf. unten p. 37). Diese sind jedoch ohne Frage als amöboide Zellen aufzufassen, die ihre Beweglichkeit verloren haben. Sie können nicht von den noch functionirenden Chromatophoren streng geschieden werden.

Die Frage, welcher der beiden Zustände der Chromatophoren der active, und welcher der passive oder Ruhezustand ist, lässt sich für unser Thier schwer entscheiden. Die Zeitdauer einer einmaligen Contraction und die einer einmaligen Expansion ist unter gleichen Bedingungen stets völlig oder nahezu die gleiche. Man gewinnt hierdurch keine Entscheidung. Auch der Umstand, dass gewisse Chromatophoren nicht mehr ihre Form ändern, kann nicht von entscheidender Bedeutung sein, da unter diesen formbeständigen Zellen sowohl völlig contrahirte als auch sehr stark dilatirte Formen sich befinden. Das Experiment Brückes, der den Hautnerven seines Untersuchungsobjectes durchschnitt, konnte bei unserm Thiere nicht ausgeführt werden. Ich möchte mich jedoch mit Rücksicht auf die Analogie bei frei lebenden Amöben dafür entscheiden, dass der contrahirte der Ruhezustand ist. Es spricht dafür auch der Umstand, dass die Thiere, welche leicht ihre Farbe aufhellen können, vorzugsweise solche Localitäten aufsuchen, die sie im aufgehellten Zustande, d. h. mit contrahirten Chromatophoren, bewohnen müssen (vgl. unten p. 44). Schliesslich möchte ich mich auch auf Goltz (66 p. 148) berufen, der beim Frosch ebenfalls in dem contrahirten Zustand den Ruhezustand erkannt hat.

Die Chromatophoren können ihre Gestalt von der eines rundlichen Ballens (Fig. 14) oder einer fast kreisförmigen oder eliptischen in der Mitte verdickten Scheibe (Fig. 17a. 20w. 21w. und für den Durchschnitt Fig. 22chr.) bis zu der eines feinzertheilten Sternes (Fig. 18) oder einer mit vielen Ausläufern versehenen Son-

nenfigur (Fig. 19) ausdehnen. Die in Fig. 18 dargestellte Art der Dilatation ist die weitaus seltenere. In den allermeisten Fällen bleibt ein compacter Zellkörper als Mittelpunkt der zahlreichen Ausläufer bestehen (Fig. 14. 15. 16. 17). Schickt sich eine Chromatophore zur Dilatation an, so sendet sie anfangs wenige stumpfe Ausläufer aus (Fig. 14). Dieselben werden bald zahlreicher und zeigen die charakteristischen Formen der Pseudopodien von Rhizopoden (Fig. 15). Mit der Vermehrung der Zahl derselben geht eine Spaltung und Aussendung von immer feineren Gliedern Hand in Hand. Jetzt treten auch bereits benachbarte Farbstoffzellen mit einander in Berührung (Fig. 16). Sind die Chromatophoren möglichst dilatirt, so findet man ein unentwirrbares Geflecht von stärkeren und feineren Ausläufern, in welchem regelmässig eingestreute Zellkörper als Mittelpunkte für ebenso viele Systeme von Ausläufern liegen (Fig. 19). Im extremsten Falle wirren sich die Ausläufer der einzelnen Chromatophoren derart ineinander, dass sich nicht mehr für die durch und über einander geschobenen Ausläufer Centren finden und keine Zellbezirke mehr abgrenzen lassen. Das ganze erscheint als ein tiefbraunes Feld mit sehr vielen ziemlich gleich kleinen und regelmässig zerstreuten hellen Lücken, die häufig von den Kernen der Hypodermis ausgefüllt werden.

Die Zahl und Form der Ausläufer ist durchaus gesetzlos, wie das ein Blick auf die Figuren 14 bis 21 lehrt. Doch nehmen sie ziemlich regelmässig auf die Formen der benachbarten Chromatophoren in der Weise Rücksicht, dass sie den ganzen disponiblen Raum mit ihren Ausläufern gleichmässig bedecken. Man sehe z. B. den in eine Lücke eingeschobenen ziemlich starken Ausläufer *c* in Fig. 16 oder die Formen der Chromatophoren *a* in Fig. 20. Bemerkenswerth sind hierfür auch die Gestalten der Zellen *b* in Fig. 17, welche von den einander zugewandten Flächen keine und nur nach den entgegengesetzten Seiten Ausläufer ausschicken. Zu erklären sind diese Thatsachen aus dem Umstande, dass die Chromatophoren selbstverständlich nach der Seite ihre Ausläufer aussenden, auf der sie den geringsten Widerstand und Druck finden.

Ihren Weg bahnen sich die Ausläufer durch das Protoplasma der untern Hypodermschicht, ohne dass ihnen bestimmte Bahnen vorgeschrieben sind. Dasselbe beobachtete neuerdings auch Weber (107) bei den Trichonisciden.

Die Frage, ob die Ausläufer zweier benachbarten Chromatophoren mit einander verschmelzen können, muss bejaht werden.

Denn obschon in vielen Fällen die Ausläufer nur neben und über einander hinlaufen, so kann man doch in Fällen, wie sie Fig. 16. 17 in der Mitte und vollends Fig. 19 zahlreich illustriren, oft auf keine Weise eine Unterbrechung in der Verbindung zweier Chromatophoren nachweisen (Fig. 16 *a*). Diese Erscheinung des Anastomosirens ist jedoch um so weniger auffällig, als man bei Rhizopoden sogar das Verschmelzen der Pseudopodien zweier Individuen beobachtet hat (siehe Möbius 100 p. 72. Tab. II. fig. 1). Anastomosirende Chromatophoren hat auch Harless (47) beim Frosch und Müller (45. p. 337) bei Kephalopoden beschrieben.

Die Ausdehnung der Chromatophoren ist im allgemeinen eine flächenhafte, wie das ihrer Aufgabe entspricht. Schon im Zustande völliger Contraction (Fig. 14 *a*. 17 *a*. 20 *w*. 21 *w*.) bilden sie keine kugeligen oder ellipsoiden Körper, sondern sind flach, scheibenartig (Fig. 22 *chr*). Da ihre Ausläufer nicht die ganze Tiefe der unteren Hypodermisschicht einnehmen, so können sie natürlich in mehreren Etagen über einander liegen, ohne dass die Zelle den Raum einer flachen Scheibe einzunehmen aufhört. Oft laufen daher Ausläufer in den verschiedensten Richtungen über einander (Fig. 16 b) hinweg. Einzelne Ausläufer werden auch stets in die obere Schicht der Hypodermis und in das Bindegewebe gesandt, so dass in der Flächenansicht oft auch über die Zellkörper Ausläufer hinweg laufen (vgl. in Fig. 19 die in die Zellkörper eingezeichneten schwarzen Linien).

Die Pigmentation durch die Chromatophoren ist das wichtigste der Momente, die für die Färbung von Idotea tricuspidata Bedeutung haben. Wir haben oben gesehen, dass nur in ganz beschränktem Maasse andere Factoren mitwirken. Es sind für die Pigmentation zwei Punkte massgebend: 1. Die Vertheilung der Chromatophoren; 2. ihr Ausdehnungsgrad. Diese beiden Punkte sollen nach einander besprochen werden.

1. Bei den allermeisten Färbungsvarietäten sind die Chromatophoren gleichmässig über den ganzen Körper ausgedehnt. Die Ausnahmen, welche die ungefärbten Stellen bilden, sind oben besprochen worden (p. 18). Mustern wir unsere Abbildungen, so zeigen Fig. 1 und 6 bis 13 eine gleichmässige Bedeckung mit Chromatophoren, während in Fig. 2 bis 5 die Ränder ungefärbt sind, und der ganze übrige Theil der Rückenfläche in gleicher Weise ebenfalls gleichmässig mit Farbstoffzellen bedeckt ist. Es ist hier noch hinzuzufügen, dass die ungefärbten Ränder meist doch einige, und zwar weisse Chromatophoren tragen. Sie finden sich jedoch

fast ausnahmslos contrahirt und in geringer Anzahl neben den braunen Säumen, also nur auf dem schmalen medialen Abschnitt der Ränder (vgl. Fig. 21). Die Seitenplatten sind stets von ihnen frei.

Für die oben mehrfach (p. 7 u. 10) erwähnten ungefärbten und weissen Flecken gilt folgendes. Diese beiden Bestandtheile der Färbung gehen continuirlich in einander über. Man findet einerseits solche Flecken, welche eben so dicht, wie das umgebende Gewebe mit braunen, mit weissen Chromatophoren bedeckt sind. Sodann kommen Flecken mit spärlich vertheilten Farbstoffzellen vor (Fig. 20 *w*). Andrerseits entbehren aber auch manche Flecken jeder Pigmentation. Es hängt dabei nicht allein von der Menge, sondern auch von dem Dilatationsgrad der Chromatophoren ab, ob die Stelle, welche sie inne haben, makroskopisch weiss oder ungefärbt erscheint. Auch vereinzelte braune Chromatophoren finden sich nicht selten auf ungefärbten Stellen. So würde z. B. die Spitze des in Fig. 20 abgebildeten Schwanzfusses ungefärbt erscheinen, trotzdem dass sie eine braune Chromatophore trägt. Diesen Schein unterstützt die Art der Dilatation der Zellen, welche sich in Ausläufer zerspalten, ohne dass ein centraler Zellkörper bleibt (Fig. 18). Es ist infolge dessen nur wenig Raum von Farbstoff bedeckt.

Alle oben als weiss bezeichneten Stellen sind mit weissen, alle bräunlich, hellbraun, röthlichbraun, schwarzbraun und ähnlich genannten Stellen sind mit braunen Chromatophoren bedeckt. Ich habe mich dabei des Wortes Punkt zur Bezeichnung einer einzelnen, des Ausdruckes Fleck zur Bezeichnung einer Gruppe von Chromatophoren bedient.

Histologisch sind diese beiden Arten von Chromatophoren völlig gleichwerthig, so dass bei gleichem Dilatationsgrad zwei verschieden gefärbte Chromatophoren wie zwei gleichgefärbte aneinander schliessen. Ausgenommen ist hierbei natürlich eine wirkliche Verschmelzung der Ausläufer. Sieht man von der Farbe und dem differirenden Ausdehnungsgrad der Zellen ab, so ist das in Fig. 1 abgebildete Individuum in ganz gleicher Weise mit Chromatophoren bedeckt wie das in Fig. 13 dargestellte.

2. Der Ausdehnungsgrad der Chromatophoren.

Die w e i s s e n zeigen bei weitem nicht die rasche Variabilität der Form wie die braunen, obschon man alle Dilatationsgrade von dem eines runden Ballens (Fig. 20 *w*. 21 *w*.) bis zu Formen findet, wie sie Fig. 19 von braunen Chromatophoren darstellt. Während sie auf den Rändern der ein- und zweistreifigen Exemplare stets

und auf den lateralen weissen Flecken der gefleckten Thiere meist contrahirt sind, findet man alle Dilatationsgrade auf den medianen weissen Flecken und den weissen Medianen. Besitzen helle Thiere diese Zeichnungen, so sind die Chromatophoren auch noch im vollen Besitze ihrer Formveränderlichkeit. Meist sehr dicht verflochten sind sie auf den Medianen der schwarzbraunen zweistreifigen Thiere und namentlich bei den braunweissen Thieren. Es fällt daher gerade bei diesen Individuen der Gegensatz zwischen tiefem Braun und reinem Weiss auf. Die Intensität der weissen Färbung wächst mit dem Dilatationsgrad der Zellen.

In gleicher Weise erhöht auch der Ausdehnungsgrad der braunen Chromatophoren die Intensität der braunen Färbung, die sie erzeugen. Das ist bei den meisten Thieren, die Chromatophoren besitzen, der Fall. Eine Ausnahme hat Haller (98. p. 391) für Protella phasma beschrieben. Dieses Thier ist dunkel, wenn die Chromatophoren contrahirt, und hell, wenn jene dilatirt sind.

Die verschiedenen Abstufungen des Braun in allen fünf Gruppen werden nur durch den verschiedenen Grad der Ausdehnung hervorgerufen, die die Chromatophoren zeigen. So rufen die Chromatophoren in der Ausdehnung Fig. 14 die Färbungsintensität Fig. 1 hervor, und ebenso erzeugten die Chromatophoren von der Dilatation Fig. 15 die Grundfarbe des medianen Bandes in Fig. 3, von der Ausdehnung Fig. 16 die Grundfarbe in Fig. 12 und von der Ausdehnung Fig. 19 die Grundfarbe in Fig. 2. Sind die Chromatophoren völlig contrahirt, so ist die Gesammtfärbung des Thieres kaum durch sie modificirt und erscheint chitingelb.

Speciell für die einfarbigen Thiere ist noch zu erwähnen, dass die oben (p. 7) aufgeführte braune Einfassung der Mediane durch Zellen hergestellt wird, die stets in einem ziemlich dilatirten Zustande verharren. Die braunen Punkte (p. 7) werden durch einzelne Chromatophoren oder kleine Gruppen derselben gebildet, welche in die übrigen contrahirten Zellen eingestreut sind (Fig. 17). Feingenetzt (p. 7) erscheinen die Thiere, wenn in regelmässigen Abständen Chromatophoren fehlen oder stärker contrahirt sind.

Für das Innere der Bänder der ein- und zweistreifigen Thiere gilt das oben allgemein gesagte. In den schmalen Säumen sind die Chromatophoren constant bis zur Berührung und Verflechtung dilatirt (Fig. 21). Die Farbe, die schwarzbraun genannt worden ist, beruht auf dem Ausdehnungsstadium Fig. 19 oder noch öfter auf der Verschmelzung der Chromatophoren, die keine Zellbezirke mehr unterscheiden lässt (p. 23).

Die hellen Flecken der gefleckten Thiere kommen folgendermassen zu Stande: „Heller als die Grundfarbe“ sind Flecken gefärbt, die ebenfalls braune, aber viel weniger dilatirte Chromatophoren tragen; „ungefärbte“ Flecken tragen keine und „weisse“ Flecken weisse Chromatophoren. Doch gehen alle diese Fälle in einander über. Die ungefärbten Flecken stehen einerseits continuirlich mit den weissen Flecken in Zusammenhang, andererseits führen sie allmählich zu Stellen über, die ihren Charakter als helle Flecken mehr und mehr einbüssen. In jenem Falle finden sich weisse, in diesem braune Chromatophoren auf den ungefärbten Flecken ein und häufen sich allmählich bis zu einem Dichtigkeitsgrad, welcher dem der Chromatophoren des umgebenden Gewebes gleichkommt. Daneben kommt dann auch der Dilatationsgrad zur Geltung. Zwischen die mit wenigen contrahirten weissen und die mit wenigen contrahirten braunen Chromatophoren bedeckten Flecken schiebt sich anstatt des Zustandes der Chromatophorenlosigkeit, den die ungefärbten Flecken repräsentiren, oft auch eine andere Färbung der Flecken ein. Sie besteht darin, dass neben einzelnen braunen einzelne weisse Chromatophoren vorhanden sind. Das makroskopische Aussehen hängt in allen diesen Fällen sowohl von der Menge und der Vertheilung der beiden Arten von Zellen, als auch von ihrem Dilatationsgrad ab.

Sehr oft sind die Chromatophoren, die die helleren Flecken begrenzen, nur einseitig dilatirt, indem sie mit ihrem Zellleibe diese Flecken begrenzen und nur gegen die dunkle Grundzeichnung hin Ausläufer aussenden. Die Flecken erscheinen dann schärfer contourirt als sonst.

Bei den braunweissen Individuen sind typisch die braunen Chromatophoren bis zur Unkenntlichkeit der einzelnen Zellen verschmolzen.

Die durch Fig. 12 und 13 repräsentirten Formen zeigen dieselbe Pigmentation wie die typischen Färbungen, an die sie sich anschliessen.

---

3. Physiologischer Theil.

Nur wenige der Autoren von Idotea tricuspidata haben sich über die Ursache der Färbung und ihrer Mannigfaltigkeit geäussert. Die erste Erwähnung dieser Frage geschah 1868 von Spence Bate und Westwood (60. p. 381), die der Ansicht waren, dass das Futter die Farbe beeinflusse. Dagegen spricht sich mit Recht

Moebius (72. p. 121) aus, der aus Untersuchungen des Mageninhaltes verschieden gefärbter Thiere schloss: „Die Nahrung scheint keinen directen Einfluss auf die Färbung dieser Thiere zu haben.“ Im selben Jahre erklärte Verrill (70. p. 316) für die Ursache die Nachahmung, die er freilich nicht für perfect, aber doch für schützend genug hält. Später schlossen sich Bos (75. p. 67) den englischen Forschern, Stebbing (86. p. 148) Verrill an, während Lenz (95. p. 15) die Frage offen liess und zu ihrer Lösung aufforderte (p. 1). Harger (99. p. 346) scheint sich seinem Landsmanne anzuschliessen.

Von den möglichen Ursachen sollen zunächst die directen Einflüsse, also Nahrung, Temperatur, Licht und Salzgehalt des Wassers, sodann die Weisen besprochen werden, auf welche die Zuchtwahl Färbungen hervorzurufen im Stande ist.

1. Die Fälle, in denen die Kost die Farbe von Thieren beeinflusst, sind von Semper (102. I. p. 83) zusammengestellt worden. Es sind diese Thiere meist Vögel und Insecten. Auf die Gesammtfärbung unseres Thieres übt die Nahrung keinen Einfluss aus. Einzig die Färbung der dunkeln Darmmedianen wird durch die Nahrung derart beeinflusst, dass rothe Algen dieselbe rothbraun, chlorophyllhaltige Gewebe sie grünlich und gemischte Kost sie grau erscheinen lassen. Diese Medianen finden sich ja nur bei wenigen Thieren und kommen bei ihnen auch nur zur Geltung, wenn sie aufgehellt sind. Sie spielen eine geringe Rolle in der Gesammtfärbung. Die Vertreter der Ansicht, dass die Nahrung wesentlich die Färbung beeinflusse, haben sich durch den folgenden Umstand täuschen lassen. Wie unten gezeigt werden wird, accomodiren die Thiere ihre Färbung der Farbe der Pflanzen, auf denen sie sitzen. Da sie nun aber auch diese Pflanzen zur Kost benutzen, so findet ziemlich regelmässig jene Uebereinstimmung zwischen der Farbe der Nahrung und der Färbung des Thieres statt, was die Autoren zu einem falschen Schluss verleitete. Sie übersahen die gemeinsame Ursache zweier gleichzeitig auftretenden Wirkungen und hielten die eine Wirkung für die Ursache der andern.

Die Frage nach der Nahrung von Idotea tricuspidata, deren Beantwortung noch dahin steht, lässt sich folgendermassen beantworten. Bereits Linné (5. p. 3010) und Roux (16) sprachen sich dahin aus, dass die Idoteen Allesfresser seien. Freilich ist die Behauptung Linné's, die auch Lamarck (21. p. 268) wiederholt hat, dass sie andere Thiere aussaugen, falsch. Dagegen spricht

die Beschaffenheit ihrer Mundtheile, die unter die kauenden zu rechnen sind, sowie die Beobachtung, die stets zeigt, dass sie ihre Beute nagen. Für rein animalische Kost traten Desmarest (13. p. 372) und Lamarck (21. p. 268), für rein vegetabilische Spence Bate und Westwood (60. p. 381) und Moebius (72. p. 121) ein, während Bos (75. p. 67) sie wieder für Omnivoren erklärte. Man kann sich dadurch, dass man die Thiere isolirt und mit gesichteter Nahrung versieht, leicht überzeugen, dass die letzte Ansicht die richtige ist. Ich habe Gesellschaften von Thieren Wochen hindurch sowohl bei rein pflanzlicher, als auch bei ungemischt thierischer Nahrung lebend und zwar beim besten Wohlbefinden erhalten können. Die Thiere nahmen alle Arten lebender und todter, ja verwesender Kost an. Fütterte man die hungrigen Thiere mit Stücken frisch zerstückelter Genossen, so stürzten sie sich über die noch zuckenden Theile her und begannen an ihnen zu fressen, wobei nur die gröberen Chitinbestandtheile übrig gelassen wurden. In dem Darminhalte von frisch gefangenen Thieren findet man Reste von allen ihnen zu Gebote stehenden organischen Substanzen. Freilich überwiegen Stoffe pflanzlicher Natur bei weitem, ein Umstand, der sich jedoch ohne Schwierigkeit aus dem Ueberwiegen der Pflanzen an ihren Aufenthaltsorten, sowie aus dem Umstande erklärt, dass die thierische Nahrung in viel höherem Masse verdauungsfähige Bestandtheile darbietet als die pflanzliche. Eine oberflächliche Beobachtung wird daher leicht nur Pflanzenreste im Darme finden. Dass Idotea tricuspidata vor keiner irgendwie brauchbaren Kost zurückscheut, geht auch daraus hervor, dass sie sogar Netze annagt. Das haben bereits Desmarest (13. p. 372) und Roux (16) erwähnt, und konnten mir Fischer des Kieler Hafens bestätigen.

Bei den Fütterungsversuchen zeigte es sich denn auch in auffallendem Masse, dass die Art der Nahrung ohne Einfluss auf die Färbung ist. Die isolirten Gesellschaften umfassten jede Färbungsvarietät. Niemals änderten jedoch die Thiere auch nur im geringsten ihre Farben oder wurden sie einander ähnlich. Es wäre übrigens auch schwer einzusehen, wie die Nahrung auf das Pigment oder auf die Bewegungen der Chromatophoren einen Einfluss ausüben sollte.

2. Die Temperatur äussert in vielen Fällen einen Einfluss auf die Färbung vieler Thiere. Semper (102. I. p. 41) nennt eine ganze Reihe von Säugethieren, Vögeln und Insecten, deren Farben auf eine Temperaturerniedrigung zurückzuführen sind. Kann

ja doch eine Temperaturveränderung selbst die Form variiren. (Schmankewitsch. 90.)

Für Idotea tricuspidata fällt jedoch auch dieser Factor nicht ins Gewicht.

Dass unser Thier eurytherm[1]) sein muss, kann man schon aus der Betrachtung seiner Aufenthaltsörter folgern. Idotea tricuspidata lebt im Kieler Hafen zwar auch in der Region des todten Seegrases, ja man findet sie auch zuweilen in noch grösseren Tiefen (s. Möbius 72. p. 121), doch findet man sie zumeist in der flachen, den Temperaturschwankungen verhältnissmässig stark ausgesetzten Uferregion des lebenden Seegrases. Dasselbe Factum ergaben auch die Beobachtungen, welche von Oerstedt (25), Lucas (36. p. 60), Münter und Buchholz (64. p. 2) und M' Intosh (74. p. 273) gemacht worden sind. Diese Region, die ihr vorzugsweise Nahrung und Schutz darzubieten vermag, verlässt sie auch kaum im Winter, den stets eine gewisse Anzahl von Individuen überlebt. Selbst im Frühjahr 1881 fanden sich unter den wenigen Thieren der Seegrasregion, welche die langanhaltende Kälte des vorangegangenen Winters und die fast dreimonatliche Vereisung des Hafens überdauert hatten, verhältnissmässig häufig Idoteen. Freilich war die Reduction der Zahl der Thiere, die im Herbste das Seegras in ganz bedeutenden Mengen bevölkern, eine grosse, erreichte aber noch nicht die, welche die meisten andern Bewohner des Hafens erlitten hatten.

Experimentell liess sich durch Temperaturwechsel keine Veränderung der Farbe oder Färbung hervorrufen, obschon Jourdain (93) bei Nica edulis das Contrahiren von Chromatophoren infolge der Kälte beobachtet hat. Ich konnte freilich nicht die Thiere tagelang in Wasser höherer oder niedrigerer Temperatur halten und beobachten, glaube aber doch aus dem Umstand, dass sie bei Temperaturen, die das Wasser im Hafen niemals erreicht, die Farbe nicht änderten, eine Bestätigung meiner oben wahrscheinlich gemachten Ansicht herleiten zu dürfen.

Alle Versuche wurden mit ganz dunklen, mit völlig hellen und mit Thieren mittlerer Intensität sowie von allen Zeichnungsvarietäten angestellt. Stets wurden auch frische Thiere, die noch nicht zu Versuchen irgend welcher Art gedient hatten, verwendet. Es fand sich allgemein, dass die Thiere eine Temperatur bis

---

[1]) Die Termini eury- und stenotherm sowie eury- und stenohalin sind von Möbius aufgestellt worden. S. 72. p. 139.

+ 20° [1]) gut aushielten, dass sie bis + 30° fast ohne Ausnahme am Leben blieben und abgekühlt sich völlig wieder erholten. Sie starben schnell bei einer Erhöhung der Wärme über + 30°. Doch blieben einzelne Exemplare noch bis + 34° derart am Leben, dass sie, in frisches Wasser gebracht, sich im Laufe einiger Stunden wieder erholten. Bei einzelnen trat der Tod erst bei + 37° ein. Ueber + 34° erwärmte Thiere erholten sich in frischem Wasser zwar nicht wieder, zeigten jedoch, in Alcohol geworfen, noch Bewegungen der Antennen und Kiemenfüsse. Wurde das Wasser nicht mit den Thieren, wie in den genannten Versuchen, allmählich auf dem Wasserbade erwärmt, sondern wurden die Thiere plötzlich aus Wasser von + 12° in erwärmtes von + 25° oder höherer Temperatur gebracht, so starben sie mehr oder minder rasch, in Wasser über + 30° meist in 1—2 Min.

Erniedrigt habe ich die Temperatur des Wassers durch eine Kältemischung von einem Theil Glaubersalz und 2 bis 3 Theilen Salzsäure. Kühlte man das Wasser, in dem sich die Thiere befanden, bis auf + 4° ab, so zeigten sich dieselben zwar beunruhigt, blieben aber doch ausnahmslos am Leben und erholten sich ohne Ausnahme wieder in dem erwarmenden Wasser. Im freien erträgt unser Thier ohne Frage noch geringere Temperaturen. So erniedrigt sich die des Nordseewassers zuweilen auf — 2°.

In allen Fällen trat keine Veränderung der Färbung ein, obschon die Versuchs-Temperaturen ohne Frage die im freien vorkommenden erreichten und zum Theil überschritten. Idotea tricuspidata ist eurytherm und erträgt jede Temperatur zwischen + 4° und + 25° bis 30°.

3. Dass das Licht vielfach Einfluss auf die Färbung der Thiere besitzt, steht fest (vgl. Semper 102. I. p. 88. p. 107 f. p. 262 f.). Dass aber auch dieser Factor ohne Geltung für unser Thier bleibt, geht aus Experimenten hervor, auf welche unten näher eingegangen wird (p. 38). Auch das Verhalten der Thiere beim natürlichen Lichtwechsel spricht hierfür. Sollte das Licht einen directen Einfluss auf die Chromatophoren besitzen, so müssten die Thiere beim Eintreten der Nacht regelmässig dunkel werden, und sich beim Erscheinen des Tages aufhellen. Nun kann man sich aber leicht durch Beobachtung überzeugen, dass die Thiere bei Nacht

---

[1]) Alle Temperaturangaben beziehen sich auf das 100theilige Thermometer.

stets die Färbung behalten, die sie am Tage zuvor besassen. Experimente mit künstlich hergestellten farbigen Licht brauchten nicht angestellt zu werden, da es unsere Aufgabe ist, die Ursache der Färbung im natürlichen Vorkommen kennen zu lernen, farbiges Licht im Freien aber nicht vorkommt.

4. Der Salzgehalt des Wassers beeinflusst Form, Grösse und Färbung der Thiere oft ungemein. So führt z. B. Heller (91. p. 162) die Abweichungen der Süsswasserform Orchestia cavimana von der im Meere lebenden O. Montagni allein auf den Unterschied im Salzgehalt zurück (s. auch Schmankewitsch 90). Auch bei unserem Thiere glaubt Metzger (67. p. 11) es dem geringen Salzgehalte des Brackwassers zuschreiben zu müssen, dass er im letzteren kleinere Exemplare als im Meere gefunden hat. Andere, die Idotea tricuspidata im Brackwasser gefunden haben, wie Münter und Buchholz (64. p. 2), Verrill (70. p. 479) und Claus (83. p. 526), machen keine derartigen Angaben.

Die Experimente ergaben, dass unser Thier in hohem Masse euryhalin (s. p. 30 Anm.) ist, sowie dass der Salzgehalt ihres Mediums keinen Einfluss auf ihre Färbung hat. Die Prüfungen des Wassers wurden mit dem Araeometer ausgeführt. Zur Versalzung des durchschnittlich 1,57 % Salz enthaltenden Wassers des Kieler Hafens wurde eine concentrirte Seesalzlösung, zur Versüssung Wasserleitungswasser benutzt. Keine der beiden Flüssigkeiten übte einen schädlichen Einfluss auf unser Thier aus, der nicht mit ihrem Ueberschuss oder Mangel an Salz zusammengehangen hätte. Sie durften daher, abgesehen von ihrem Salzgehalt, als indifferente Mittel angesehen werden. Natürlich wurden zu jedem Versuche frisches Wasser und frische Thiere angewandt.

Zunächst wurden die Versuche derart angestellt, dass zehn bis zwölf Thiere von möglichst mannigfacher Färbung in ein vorher mit araeometrisch gemessenem Wasser gefülltes Glas- oder Porzellanbecken gebracht wurden. Sie wurden mit genügender Nahrung versehen und c. 24 Stunden in dem Gefässe belassen. Diese Zeit genügte stets, um ihr Verhalten allseitig festzustellen, und war andrerseits kurz genug, um nicht durch den Sauerstoffverbrauch die Thiere zu beeinflussen und so falsche Resultate herbeizuführen.

Bei diesen Versuchsreihen fand sich, dass die Thiere eine Verminderung des Salzes bis auf 0,66 % (Araeom. 1,005) gut aushielten. Bei geringerem Salzgehalt starben immer mehr Thiere, doch lebten selbst im Wasser von nur 0,26 % Salz noch nach

24 Stunden mehrere Individuen, die zwar nicht mehr umherschwammen, auch schwerer als gewöhnlich athmeten, sich aber doch zumeist in frischem Seewasser erholten. In Wasser von geringerem Salzgehalt starben sie ohne Ausnahme, meist sogar in kurzer Zeit.

In gleicher Weise verhielten sich die Thiere gegen eine Versalzung des Wassers höchst widerstandsfähig. Bis zu einem Satz von 2,62 % (Araeom. 1,020) traten nur ganz geringe Aenderungen im Befinden ein. Nach 24 Stunden hatten sich die Versuchsthiere stets erholt und zeigten das gewöhnliche Verhalten. Bei einem höhern Salzgehalt blieben nur einzelne Thiere am Leben.

Sodann versuchte ich es, Individuen allmählich an stets mehr versüsstes oder versalztes Wasser zu gewöhnen und brachte zu dem Zwecke Gesellschaften von 20 bis 30 Stück in grössere reichlich mit Nahrung versehene Glashäfen, welche mit dem Luftapparate des Aquariums des zoologischen Institutes in Kiel in Verbindung gesetzt wurden. Nach je 48 Stunden wurde die Versüssung resp. Versalzung des Wassers gesteigert. Zur Controlle wurden bei dem jedesmaligen Wechsel des Wassers einige frische Thiere hinzugefügt und gekennzeichnet. Es fand sich bei diesen Versuchen, dass unser Thier bis an Wasser von nur 0,52 % und andrerseits von 3 % Salz gewöhnt werden konnte. Die Controllthiere starben stets, als 0,66 % und 2,62 % überschritten worden waren. Dass nicht alle Thiere die letzten Stadien dieser Versuche aushielten, war natürlich, konnte aber nicht ihre Beweiskraft schwächen. Es steht übrigens fest, dass durch jahrelange Gewöhnung Idotea tricuspidata auch einen noch höheren Salzgehalt zu ertragen lernt. Sie kommt auch in der Adria vor, deren Salzgehalt 3,8 % beträgt.

In keinem aller genannten Versuche, die mehrfach wiederholt wurden, konnte irgend ein Einfluss auf die Färbung wahrgenommen werden.

Nachdem festgestellt war, dass kein äusserer directer Einfluss die Färbung zu modificiren vermag, handelte es sich darum, nach biologischen Ursachen zu suchen. Wir legen die „biologische Classification . . . der Farben lebender Organismen" zu Grunde, wie sie Wallace (96. p. 123) aufstellt:

„1. Schutzfärbungen,

2. Warnende Färbungen,

  a) von Wesen, die einen besondern Schutz geniessen,

  b) von schutzlosen Wesen, die *a* nachahmen,

3. Geschlechtliche Färbungen,
4. Typische Färbungen (der Arten oder Gattungen)."

Eine warnende Färbung kann die von Idotea tricuspidata nicht sein. Denn einerseits (*a*) liegt für eine Trutzfärbung kein Grund vor. Unser Thier wird nicht nur nicht ungern verzehrt, sondern bietet sogar eine von Fischen gern angenommene Speise dar, wie das bereits von Verrill (70. p. 514) und M' Intosh (74. p. 373) ausgesprochen ist und leicht im Aquarium beobachtet werden kann. Andrerseits (*b*) kann bei Idotea tricuspidata auch nicht an Mimicry gedacht werden, da kein Thier mit ihr zusammen wohnt, das ihr in der Form oder Färbung ähnlich und noch dazu zur Nahrung untauglich wäre. Die nächsten Verwandten (Arten von Tanais, Anthura, Sphaeroma, Jaera und Limnoria) haben eine völlig andere Körperform und Grösse.

Für eine Wirksamkeit der geschlechtlichen Zuchtwahl scheinen die Angaben von Say (12. p. 444), Rathke (29. p. 21), Zaddach (30. p. 10) und Harger (99. p. 345) zu sprechen. Alle diese Autoren schreiben den Weibchen eigene Färbungen zu, sind aber nicht völlig in Uebereinstimmung darüber, welche Färbungen den beiden Geschlechtern ausschliesslich zukommen. Die braunweissen Thiere allein werden von allen genannten Autoren dem weiblichen Geschlecht zugerechnet. Keine Färbung ist jedoch ganz ausnahmslos auf ein Geschlecht beschränkt. Unter allen Varietäten finden sich Männchen und Weibchen. Doch sind allerdings zum grössten Theile die Männchen hell, die Weibchen dunkel gefärbt, so dass jene hauptsächlich einfarbig, zweistreifig und gefleckt, diese vorzugsweise einstreifig und braunweiss sind. Wir müssen auch nach den Untersuchungen Weismanns (92) an Daphnoiden die Existenz eines Farbensinns selbst bei unsern psychisch tief stehenden Thieren als zulässig erklären. Freilich hat schon Weismann ebendort darauf aufmerksam gemacht, dass Gesammtfärbungen meist als sympathische aufzufassen seien. Unser Thier zeigt nun durchaus bunte Gesammtfärbungen und niemals Flecken, wie sie bei den Daphnoiden als Geschlechtscharaktere auftreten. Dazu kommt, dass die Lebensweise der Weibchen eine dunkle Färbung oder eine Fleckung, wie sie die braunweissen Exemplare besitzen, mindestens begünstigt. Die Männchen klammern sich gern an Wasserpflanzen aller Art, zumal an Zosterablätter, an. Dieser Sitzplatz ist aber für Weibchen, deren Brutbehälter mit Jungen angefüllt und deren Bauchseite infolge dessen aufgetrieben ist, sehr unbequem. Ihr Aufenthaltsort wird für ge-

wöhnlich der Boden sein und dieser begünstigt, wie weiter unten (p. 44) gezeigt werden wird, eine dunkle Färbung in hohem Masse. Wir möchten daher nicht gern irgend eine Färbungsvarietät auf den Einfluss der geschlechtlichen Zuchtwahl zurückführen (cf. auch pag. 44).

Die typischen Färbungen finden sich nach Wallace (96. p. 127) bei „Arten, die in beiden Geschlechtern brillant oder auffallend gefärbt sind, und für deren eigenthümliche Farben wir keinen Lebensdienst, keinen besondern Nutzen angeben können." Wir sind der Meinung, dass diese Klasse von Färbungen nur ein vorläufiger Nothbehelf und für Thiere aufgestellt ist, für deren Färbungen wir nur bisjetzt noch keine Ursache anzugeben wissen. Unser Thier ist ohnedies von derselben ausgeschlossen, da wir im Folgenden den „Lebensdienst" und „Nutzen" seiner Färbung hinlänglich zu erläutern hoffen.

Wir fassen dieselbe nämlich als Schutzfärbung auf. Man kann diese noch weiter eintheilen in „ablenkende", „Bergungs-" und in Beschleichungsfärbungen. Die beiden ersten Namen sind einem Aufsatze von Knauer entnommen, der in dem 1. Hefte der vor kurzem eröffneten Zeitschrift „Humboldt" enthalten ist (108. p. 14).

Zu den Beschleichungsfärbungen gehören die unseres Thieres nicht. Idotea tricuspidata frisst, wie gezeigt, Pflanzen, etwa an ihnen festsitzende Infusorien und Aas, lauter organische Substanzen also, die sie nicht zu beschleichen braucht. Dazu kommt, dass unser Thier vorzugsweise nächtlich ist und es also bei dem Erwerb seiner Nahrung keine Beschleichungsfärbung erwerben konnte. (Seine Nächtlichkeit erwähnen auch Roux (16) und Sp. Bate und Westwood (60. p. 378).)

„Ablenkende" sind solche Färbungen, die den Angriff des Verfolgers von den unscheinbar gefärbten Theilen des Körpers, die zur Erhaltung des Lebens nothwendig sind, auf auffallend gefärbte Theile des Leibes ablenken, die ohne wesentliche Gefahr für das Leben verloren gehen können. So sind dunkel gefärbte Nachtfalter zuweilen auf den distalen Theilen der Flügel mit hellen Flecken gezeichnet. An eine solche Färbung ist bei unserem Thiere ebenfalls nicht zu denken. Kann es ja doch keinen Theil seines Körpers ohne Gefährdung seines Lebens einem Angriffe preisgeben.

Es erübrigt somit, die Färbungen von Idotea tricuspidata auf Anpassung zum Zwecke völliger Bergung zurückzuführen. Alle Farben und Zeichnungen unseres Thieres müssen als

sympathische bezeichnet und können von Anpassungsverhältnissen an ihren Aufenthaltsort abgeleitet werden.

Auf diese Lösung der Frage wurde man leicht durch die Beobachtung hingeleitet, dass unsre Thiere leicht und schnell die Farbe wechseln, eine Thatsache, die auffallender Weise nur von Paul Mayer (97. p. 521) bei Idoteen des Mittelmeeres (er giebt die Species nicht an) beobachtet ist, obschon ein Vorkommen von Wechselfarben durch die vor wenigen Jahren erschienenen Arbeiten von Pouchet (68. 84) und Jourdain (93) über den Farbenwechsel andrer Krebse nahe gelegt wurde.

Zunächst suchte ich mir über die Art und Weise des Farbenwechsels, der „chromatischen Function“ (Seidlitz. 85. p. 6) Klarheit zu verschaffen. Ich wiederholte die Versuche Mayers mit farbigen Gefässen. Anfangs benutzte ich Schalen mit grünem, blauem, rothem, gelbem und schwarzem Boden und Wänden, fand jedoch bald, dass Porzellanbecken und schwarze Schalen völlig ausreichen. Die andersgefärbten Gefässe wirkten nur je durch die Lichtstärke ihrer Wandungen, ohne dass die qualitativen Farbendifferenzen zur Geltung kamen. Bei allen Umfärbungsversuchen muss von vorne herein eine Fehlerquelle ausgeschlossen werden, (Pouchet. 68) die leicht aus der Vernachlässigung der zuweilen auftretenden Pelluciditát der Thiere entspringen kann. Ganz helle durchscheinende Exemplare sehen auf weissem Grund selbstverständlich stets viel heller aus als auf einem schwarzen. Sollte daher der Grad der Umfärbung festgesetzt werden, so musste das Thier im hellen und dunkeln Zustand auf einer gleichgefärbten und zwar auf einer weissen Unterlage geprüft werden. Eine weisse eignet sich am besten, weil sie weder die Färbung von dunkeln noch die von hellen Thieren verändert, während eine dunkle Unterlage ein helles Thier stets dunkler erscheinen lässt, als es ist. Dazu kam die Controlle unter dem Mikroskop, die jedoch bei dunkeln Thieren desshalb nicht den Ausschlag geben durfte, weil häufig die helle Beleuchtung, der die Thiere unter dem Mikroskop ausgesetzt sind, ein Aufhellen zur Folge hatte.

Diese Umfärbungsversuche hatten das folgende Resultat. Die oben getrennt aufgeführten Farben vom hellen Gelbbraun bis zum gesättigten Braun können nach einander an demselben Thiere auftreten. Je nachdem die braunen Chromatophoren ganz contrahirt oder ganz dilatirt sind oder irgend eine Zwischenstufe einnehmen, ist das Thier hell oder dunkel oder mässig dunkel gefärbt. Der Grad der Dilatation der Chromatophoren hängt aber wiederum

von der Farbe des Gefässes und von der Zeit ab, in welcher ein Thier in demselben verweilt. Helle Thiere, die in das schwarze Gefäss versetzt wurden, dilatirten allmählich ihre Chromatophoren, bis sie nach längerer oder kürzerer Zeit den Grad der Ausdehnung erreicht hatten, der das Thier als gleichgefärbt mit dem Gefäss erscheinen liess. Umgekehrt contrahirten sich die Farbstoffzellen dunkler Thiere in dem weissen Porzellanbecken. Die weissen Chromatophoren zeigten keine gleich grosse Veränderlichkeit. Nur in seltenen Fällen zeigten sie dieselbe Empfänglichkeit wie die braunen, und in vielen Fällen war ihre Form constant geworden. Sie functioniren im entgegengesetzten Sinne wie die braunen. Sie dilatiren sich, wenn die Thiere sich aufhellen, und contrahiren sich, wenn die Thiere eine dunkle Färbung annehmen.

Die künstliche Verdunkelung wirkte ebenso, wie ein schwarzes Gefäss. Während die Thiere durch das Schwinden des Tageslichts nicht zu der chromatischen Function veranlasst wurden, dilatirten sich sofort ihre Chromatophoren, wenn das Gefäss, in dem sie sich befanden, künstlich verdunkelt wurde. Dasselbe hat Pouchet (84) bei Dekapoden beobachtet.

Mehrere Färbungen und Färbungsbestandtheile unterliegen nicht der Umfärbung. Zunächst bilden eine Ausnahme alle oben erwähnten braunen Säume und Einfassungen. Diese zeigen ein geringes Schwanken in der Form ihrer Chromatophoren und contrahiren sich nicht mehr, als es etwa Fig. 16 zeigt. Doch dilatiren sie sich noch mehr, wenn die Innenfärbung der Felder, die sie einfassen, an Dunkelheit zunimmt. Sodann haben alle Thiere, die schwarzbraun genannt worden sind, also manche ein- und zweistreifigen und die typischen braunweissen Exemplare, nicht die Fähigkeit, ihren tiefen braunen Farbenton zu lichten. Selbst unter den sonst für die Aufhellung günstigsten Bedingungen, im hellsten Sonnenlichte und in einem völlig beleuchteten weissen Gefässe, bewahren sie ihren schwarzbraunen Ton.

Die Zeit, in der die Umfärbung sich vollzieht, ist recht verschieden. Vor allem hängt sie von dem Befinden der Thiere ab. Irgend wie geschwächte oder gar kranke Thiere färben sich erst in Stunden und Tagen, oft gar nicht um. So fand auch bei den Thieren, welche in stark salzhaltigem Wasser (von 2 % bis 2,62 %) beobachtet wurden, die Umfärbung viel langsamer statt. Die Intensität des Lichts ist ebenfalls von ziemlich bedeutendem Einfluss. Der Sonnenschein ist einer raschen Umfärbung günstiger als zerstreutes Licht. Bei hellem Wetter geschieht sie schneller

als bei trübem. Auch die Wärme ist von Einfluss. Während im Sommer sich die Thiere leicht überall umfärbten, mussten im Herbste und im Winter die Gefässe meist in das Zimmer gebracht werden, da in dem Aquarium, wo das Wasser eine Temperatur von + 10° und weniger hatte, keine exacten Veränderungen der Färbungen erzielt werden konnten. Alle physikalischen Verhältnisse also, die die Farben und Färbungen selbst nicht verändern, üben doch auf die Schnelligkeit, mit der die Chromatophoren functioniren, einen Einfluss aus. Das Minimum der Zeit, welche ein Thier braucht, um seine Chromatophoren von dem contrahirten Zustand (Fig. 14) bis zum möglichst dilatirten (Fig. 19) zu verändern, beträgt 3 bis 5 Min. Der Durchschnitt dieser Zeit, der auch für das Verhalten im Freien gelten kann, lässt sich im Sommer und im Aquarium, dessen Wasser fast genau die Temperatur des Hafenwassers hatte, auf 10—20 Min. festsetzen.

Entscheidend für die Frage, in welcher Weise die Chromatophoren durch die Farbe des Ortes, an dem das Thier sich befindet, beeinflusst werden, waren Versuche mit geblendeten Individuen. Sie ergaben, dass nur durch Vermittlung des Gesichtes eine Wirkung auf die Function der Farbstoffzellen eintreten kann. Paul Mayer (97) hat seine Versuchsthiere durch Exstirpation der Augen geblendet und gefunden, dass die einseitige Blendung einen unsichern Erfolg hatte, die beider Augen eine chromatische Unempfindlichkeit, also keinen Farbenwechsel, zur Folge hatte. Doch starben die Versuchsthiere Mayers bald. Ich habe diese Experimente wiederholt, doch muss ich das Resultat, das sie lieferten, als durchaus ungewiss bezeichnen. Einmal ist eine völlige Exstirpation nur schwierig herbeizuführen und muss stets unter dem Mikroskop controllirt werden. Es sind daher, wenn anfangs die Exstirpation nicht vollständig ist (und das kann leicht geschehen), oft mehrere Operationen nöthig, und es vergehen infolgedessen oft viele Minuten, bis das Thier zum Versuche gebraucht werden kann. Dann ist aber das Thier stets schon afficirt. Vor allem ist jedoch das Ausbohren der Augen, selbst wenn das vorsichtig geschieht, und die Nadel nur das Auge selbst zerstört, ein Act, der tief in die Lebensfunctionen eingreift. Sehr gering ist aber die Garantie, dass nicht auch der Sehnerv und das nahe liegende Gehirn beschädigt werden. In allen Fällen übt auch das Wasser, welches die verwundeten und blossgelegten Gewebe bespült, einen schädlichen Einfluss.

Ich versuchte daher trotz der Misserfolge und der auf ihnen

beruhenden Warnung Mayers einen andern Weg, nämlich die Blendung durch Bestreichen mit Lack. Der vordere Theil des Thieres wurde rasch mit Fliesspapier abgetrocknet und das Auge und der umliegende Theil des Kopfes mit dem aus der mikroskopischen Technik bekannten Maskenlack bestrichen. Man hat sich dabei einzig vor einem Beflecken der Mundtheile und Antennenbasen zu hüten, die jedoch den Augen nicht so nahe liegen, dass deswegen ein unvollständiges Bedecken der Augen leicht eintreten könnte. Nach wenigen Sekunden ist der Alcohol der geringen Lackmenge abgedunstet, und das Thier kann bald wieder in Wasser versetzt werden. Da diese Art der Blendung nur wenig in das Leben des Thieres eingreift, ja eine Veränderung irgend eines seiner Gewebe gar nicht herbeigeführt wird, war es nun auch nicht nöthig, sofort zum Experiment zu schreiten, sondern man konnte das anfangs etwas unruhige Thier sich erst an seinen neuen Zustand gewöhnen lassen. Nach kurzer Zeit, höchstens einigen Stunden, verhielten sich die Thiere stets wie völlig intacte. Aus demselben Grunde verzögert auch die mikroskopische Controlle, die überdies bei diesem Verfahren kaum nöthig ist, das Experiment nicht. Zum Beweise dafür, dass diese Blendung die Thiere wenig afficirt, kann der Umstand dienen, dass ich derart geblendete Thiere tage- und wochenlang am Leben erhielt, wenn ihnen die Gelegenheit, Futter zu finden, leicht gemacht wurde. Exemplare, die zufällig ihren Lackbezug abstiessen, verhielten sich wie unberührte. Zu den Umfärbungsversuchen wurden natürlich frisch bestrichene Thiere verwendet.

Es fand sich nun regelmässig folgendes. War nur ein Auge geblendet, so trat keine Aenderung in der Art oder im Umfang der Umfärbung ein. War dagegen das Thier völlig geblendet, so blieb die Umfärbung stets aus, obschon zu diesen Versuchen stets Thiere genommen wurden, die vorher auf ein schnelles und exactes Umfärben geprüft worden waren. Es wurden meist Thiere verwand, welche fähig waren, sich in 3 bis 10 Min. völlig umzufärben. Um jeden Irrthum abzuschneiden und selbst einen etwaigen langsamen Farbenwechsel constatiren zu können, wurden diese Thiere noch tagelang in einem hellen resp. dunkeln Gefässe mit gleichgefärbter Nahrung belassen. Stets jedoch war die chromatische Function völlig sistirt. Der Erfolg dieser Versuche hatte also das gleiche Resultat, dass die Experimente Pouchets (84) bei Fischen und Dekapoden geliefert hatten.

Das Durchschneiden des Bauchmarks in verschiedenen Seg-

menten wurde ebenfalls versucht, lieferte jedoch keine sichern Resultate. Auch hier waren ohne Zweifel die Eingriffe, welche die Operationen hervorriefen, zu stark. Doch glaube ich jene oben (p. 16) erwähnten drei Fälle, in denen einzelne Abschnitte des Körpers heller gefärbt waren, auf locale Affectionen des motorischen Nervensystems zurückführen zu dürfen, zumal jene Thiere, wenn sie Umfärbungsversuchen ausgesetzt wurden, für jene hellen Stellen eine völlige chromatische Unempfindlichkeit zeigten, wie sie nur mit der von Pouchet (84) ebenfalls für einzelne Theile des Körpers künstlich herbeigeführten verglichen werden kann.

Es steht also fest, dass das Licht die Chromatophoren nicht direct beeinflusst, dass aber die farbigen Strahlen des Aufenthaltsortes der Thiere durch den Gesichtssinn percipirt werden, dass ihre Wirkung vom Sehnerven zum nervösen Centralorgan geleitet wird, und dass dann motorische Nerven die Chromatophoren in Function setzen.

Die Färbung von Idotea tricuspidata ist eine sympatische Wechselfärbung. Es ist nun noch die Function dieser Färbung an den Wohnplätzen der Thiere zu erläutern und ihre Entwickelung aus den Verhältnissen derselben zu erklären.

Idotea tricuspidata lebt hauptsächlich in der flachen Uferregion (cf. oben p. 30). Sie lebt gesellig, wie Lütken (51. p. 96) gut beschrieben hat, in der Zosteraregion. Eine bestimmte Pflanze bevorzugt sie nicht, zumal da sie sich ja jeder Färbung von Seepflanzen, vom hellsten Gelb oder Grün bis zum dunkelsten Braun, anzupassen im Stande ist. Uebereinstimmend mit den Autoren fand ich Idotea tricuspidata auf Potamogeton pectinatus, Ruppia maritima, Zannichellia polycarpa, Zostera marina und nana, sowie auf vielen Arten von Algen, unter denen sie schmalthalloide Formen von festem Bau, wie z. B. Furcellaria fastigiata, vorzieht. Sie wählt die genannten Pflanzen aus folgenden Gründen. Sie klammert sich mit ihren Schreitfüssen derart an die Stengel, Blätter und Thallustheile ihrer Wohnpflanzen an, dass sie die Krallen ihrer Füsse wie Greiffinger um die Kanten derselben schlägt und mit möglichst angezogenen Beinen sich an den Wohnplatz andrückt. Sie wählt dabei, wenn es irgend die Lage des betreffenden Pflanzentheiles erlaubt, die dem Boden zugekehrte Fläche. In dieser Lage vermag sie sich recht fest zu halten, und kann sie nur mit Gewalt von dem Substrat entfernt werden. Hebt man mit der Pincette ein Exemplar, welches auf Seegras sitzt,

aus dem Aquarium heraus, so zieht man meist das Stück Zosterablatt, welches das Thier umklammert hält, mit heraus. Aus dieser Gewohnheit lässt es sich leicht erklären, dass Idotea tricuspidata den Aufenthalt auf Algen mit breitem Thallus, wie ihn z. B. Fucus vesiculosus und Ulva Lactuca besitzen, vermeidet, und dass Zostera die Lieblingspflanze unseres Thieres ist. Diese Gewohnheit schützt unser Thier auch schon gegen Angriffe von Fischen, denen es schwer gelingen wird, die Asseln von ihren Sitzplätzen loszureissen. Man findet sie aus dem gleichen Grunde auch nur selten an glatten oder nur mit einer mikroskopischen Pflanzendecke bekleideten Steinen. Häufig dagegen findet man sie auf und zwischen den mit anorganischen Bestandtheilen gemischten Pflanzenresten des Grundes umherkriechen. Wenn Verrill (70. p. 439) und Meinert (89. p. 81) behaupten, sie auch pelagisch gefunden zu haben, so kann das nur ganz ausnahmsweise geschehen sein. Idotea tricuspidata bedient sich zwar des Schwimmens zur Fortbewegung, zeigt jedoch nur eine geringe Fertigkeit darin. Sie wird bei weitem hierin von ihren amphipoden Mitbewohnern des Kieler Hafens übertroffen. Ich habe sie auf den Excursionen, die im Herbste 1880 und im Jahre 1881 auf der Kieler Bucht unternommen wurden, nie im Oberflächennetz gefangen, solche Fälle ausgenommen, wo sie mit flottirenden Pflanzentheilen, an denen sie sass, in das Netz gerieth. Diese Ausnahmen bestätigen die Regel.

Die speciellen Anpassungen der Farbenvarietäten an ihren Aufenthaltsort sind ausserordentlich hoch entwickelt. Infolgedessen ist die Nachahmung so täuschend, dass selbst ein geübtes Auge oft genug in dem Pflanzengewirr, welches das Schleppnetz an das Licht fördert, manche Individuen übersieht. Selbst nach monatelanger Beschäftigung mit unserem Thiere wurde ich noch hin und wieder getäuscht, eine Thatsache, die gewiss für die obige Behauptung spricht, die aber auch jeder andere erklärlich finden wird, der unser Thier gesammelt und beobachtet hat.

Die einfarbigen Exemplare finden an sehr vielen Localitäten Schutz. Sind sie ganz aufgehellt, so erscheinen sie als Glasthiere und nehmen an den Vortheilen, die diese Thiere geniessen, Theil. Doch ist bereits gesagt worden, dass sie nicht eben häufig schwimmend gefunden werden. Helle Exemplare findet man am meisten auf jungen Zosterablättern. Wenn sie auf diesen stillsitzen, sind sie nur schwer aufzufinden, da die Contour des Blattes durch die

Füsse, die es umklammern, nur sehr wenig modificirt wird, die Farbe aber durch das Thier keine Modification erleidet, sondern sogar selbst die des pelluciden Thieres beeinflusst. Gesteigert wird dieser Effect durch den Aufenthalt an der Unterseite des Blattes. Nimmt die Intensität des braunen Tones zu, so finden die Thiere leicht auf älteren lebenden, auf todten und faulenden Zosterablättern Schutz vor ihren Feinden. Die todten Seegrasblätter nehmen die mannigfachsten graugrünen, grauen, braungelben, rothbraunen, braunen und schwarzbraunen Farben an. Da jedoch solche Pflanzentheile bald zu Boden sinken, so finden sich dunkle Thiere auch meist dort.

Die dunkeln Medianen der einfarbigen Thiere sind nicht auffällig. Da die Thiere sich an die Zosterablätter andrücken, sitzen sie genau in deren Mitte, und es fällt daher ihre Mediane mit der der Blätter zusammen. Der Mittelnerv der Blätter bildet aber beim durchfallenden Licht vermöge seiner grössern Dicke und infolge seiner dickwandigeren Zellen in dem dünnwandigen und an Luftlücken reichen Mesophyll eine ebenfalls dunkel erscheinende Linie. Sehr häufig wird ja auch die Wirkung der dunkeln Darmmedianen durch die darüber gelagerten weissen Flecken geschwächt oder durch eine weisse Mediane fast aufgehoben. Es werden daher die weissgefleckten einfarbigen Thiere auch bei der Betrachtung von oben her mehr oder minder gleichmässig hell erscheinen können. Andrerseits werden diese Thiere im dunkeln Zustande wenig durch jene weissen Flecken gekennzeichnet, da einmal bei Contraction der weissen Chromatophoren vorzugsweise die Färbung des Darminhaltes wirkt, sodann aber auch in dem Gewirr von Pflanzenresten, anorganischen Substanzen und allerlei Thieren, die den Grund bedecken, häufig hellere und weisse Flecken sich finden.

Die ein- und zweistreifigen Individuen ahmen im aufgehellten Zustande in auffallender Weise die Nervatur der Seegrasblätter nach. Die Blätter von Zostera marina besitzen fünf (breite Blätter sogar zuweilen sieben) parallel verlaufende Fibrovasalstränge. Haben nun die Thiere ein passend breites Blatt gewählt, so fallen ihre dunkeln Säume mehr oder minder genau mit den Nerven zusammen. Es pflegen diejenigen Blätter die bequemsten Sitzplätze zu liefern, die etwas breiter als die Thiere sind, so dass über das äusserste Nervenpaar des Blattes die Kanten des Thieres, und über sein mediales Nervenpaar die lateralen Säume des Bandes resp. der Bänder zu liegen kommen. Doch

kann auch bei schmalen Blättern eine derartige Uebereinstimmung stattfinden. Die lateralen Säume decken das äussere und die medialen Säume (der zweistreifigen Thiere) das innere Blattnervenpaar. In diesem Falle überragen freilich die Kanten des Thieres die des Blattes. Da sie jedoch ungefärbt und ziemlich dünn sind, so gestatten sie leicht allen Lichtstrahlen den Durchgang und sind daher selbst schwer sichtbar. Sehr täuschend wird die Nachahmung der Nervatur der Zosterablätter, wenn diese todt sind und verwesen. Hier wird das Mesophyll gelblich und bräunlich gefärbt, die Fibrovasalstränge aber nehmen genau dieselbe dunkelbraune bis schwarze Farbe an, die die Säume unseres Thieres besitzen. So finden auch die dunkleren Thiere unter den ein- und zweistreifigen Schutz. Es kann jedes Thier dieser beiden Gruppen, zumal da seine rechteckige Form ihm hierbei zu Hülfe kommt, leicht für ein faulendes Stück eines Zosterablattes gehalten werden. Die dunkeln einstreifigen Exemplare, namentlich die schwarzbraunen, halten sich auch gern auf Furcellaria auf. Sie wählen Thallustheile, deren Breite der ihres medianen Bandes entspricht. Die Farbe desselben gleicht der jener Alge und die Ränder des Thieres, die über das Substrat hinwegragen, sind aus den oben genannten Gründen nicht leicht zu sehen. Dass alle ein- und zweistreifigen Thiere auch auf dem Boden vielfachen Schutz geniessen, ist leicht ersichtlich.

Die hellen gefleckten Individuen ähneln den entsprechend gefärbten einfarbigen, ein- oder zweistreifigen Thieren sehr und bewohnen mit ihnen zusammen emporragende Pflanzen, namentlich Zosterablätter. Die dunkeln Exemplare suchen entweder den Boden auf oder Algen mit zartem und feinzertheiltem Thallus, wie ihn z. B. Ceramium rubrum besitzt. Wenn diese Algen ihr buschiges zerschnittenes Laub im Wasser ausbreiten, so zeigen sie ein Durcheinander von dunkeln und hellen Flecken, das der Zeichnung der gefleckten Exemplare im höchsten Masse ähnelt. Auch die Formen der hellen Zwischenräume zwischen den Algentheilen erscheinen aus demselben Grunde wie die Lücken einer Baumkrone beim durchfallenden Licht gerundet und entsprechen daher den Formen der hellen Flecken um so besser.

Die braunweissen Thiere scheinen sich wegen ihrer intensiv und stets weissen Flecken und wegen ihrer Unfähigkeit, die Farbe zu wechseln, am schwersten verbergen zu können. Doch muss man in Betracht ziehen, dass ein reines Weiss auch sonst an den Wohnplätzen von Idotea tricuspidata nicht eben selten ist.

Vor allem sind es die oft in grosser Menge auftretenden Colonieen von Membranipora pilosa, die sich in halbkreis- und kreisförmigen Stöcken auf den Pflanzen ansiedelt, und die ebenfalls kreisförmigen Kalkröhren von Spirorbis nautiloides, welche eine gleiche Farbe aufweisen. Die braunweissen Thiere finden sich denn auch vorzugsweise auf todtem braunem Seegras, das mit den genannten Würmerwohnungen bedeckt ist, die meist leer und daher um so weisser sind, Doch bietet auch spärlich von organischen Resten bedeckter Sandboden mit seinem bunten Wechsel von braunen Pflanzenstücken und weissem Sande Verstecke genug.

Für alle Varietäten scheint zu gelten, dass helle Thiere den Aufenthalt auf emporragenden Pflanzen, dunkle den auf dem Boden vorziehen. Völlig damit in Uebereinstimmung steht das (p. 34) erwähnte Factum, dass die Weibchen im allgemeinen dunkel gefärbt sind. Ihnen bietet eben aus mechanischen Gründen der Aufenthalt auf dem Grunde mehr Bequemlichkeit dar. Auch bedürfen sie, die die junge Brut noch lange nach der Befruchtung mit sich in ihren Brutsäcken umhertragen, in ungleich höherem Masse der Schlupfwinkel als die Männchen. Solche finden sie aber nur auf dem Boden. Es ist das ein letzter und entscheidender Grund, der gegen das Entstehen der Färbung durch geschlechtliche Zuchtwahl spricht.

Die Individuen, welche die Farbe zu wechseln vermögen, wird man meist aufgehellt an lebenden Pflanzen sitzen finden. Stets befinden sie sich dort, wenn sie ruhen. Dieser Umstand spricht auch für unsere obige (p. 22) Behauptung, dass der contrahirte Zustand der Chromatophoren ihr Ruhezustand ist.

Die soeben beschlossenen Betrachtungen bieten auch einen Schlüssel für die auffallende Regelmässigkeit der Zeichnung bei den einfarbigen, den ein- und zweistreifigen Thieren, für die Abnahme derselben bei den gefleckten Thieren und für die völlige Regellosigkeit in der Form der Flecken bei den braunweissen Exemplaren. Bei den schmalen und breiten Längsstreifen, die die dunkeln und weissen Medianen der einfarbigen Thiere und die Bänder und Säume der streifigen Thiere darstellen, musste die grösste Constanz in Länge und Breite herrschen, sollten anders ihre Träger den Wohnplatz erfolgreich nachahmen. In einer andern Lage befanden sich schon die gefleckten Individuen. Ihre Aufenthaltsorte zeigten niemals eine in demselben Masse sich gleichbleibende Färbung und ihre Flecken durften daher in Grösse und Anordnung variiren. Für die braunweissen Thiere aber wäre eine

regelmässige Zeichnung geradezu schädlich geworden. An einer solchen hätten sie ihre Verfolger selbst in einer gleichgefärbten Umgebung erkannt. Eben die völlige Regellosigkeit ihrer Zeichnungen schützt sie vor den Angriffen, da sie aufs beste mit der jener Wohnplätze in Harmonie steht.

Die phylogenetische Entwickelung der einzelnen Varietäten wird wahrscheinlich den folgenden Verlauf genommen haben. Es lässt sich annehmen, dass die einfarbigen Exemplare ohne Punkte und Medianen die ältesten sind. Hier findet sich noch keine Differenzirung, weder was die Form, noch was die Farbe, noch was die Vertheilung der Chromatophoren betrifft. Der Umstand, dass der Darminhalt die Thiere im aufgehellten Zustande mit einer dunkeln Mediane zeichnete, veranlasste die Ausbildung von weissen Chromatophoren in der Mediane, deren Farbe die Wirkung der dunkeln Darmmedianen aufhob. Sodann war es die Anpassung an die Seegrasblätter, die einen bequemen Sitz boten, welche die streifigen Exemplare entstehen liess, die sich je nach der bereits vorhandenen Entwickelung von medianen weissen Zeichnungen zu ein- oder zweistreifigen Individuen entwickelten. Doch mögen die zweistreifigen Thiere auch erst aus einstreifigen dadurch entstanden sein, dass die Anpassung an die Nervatur der Zosterablätter ausgebildet und vervollkommnet wurde. Aus den einfarbigen und streifigen Exemplaren entwickeln sich die gefleckten Thiere, infolge des Bedürfnisses, die Zahl der bewohnbaren Pflanzen und Localitäten zu vergrössern. Auch passten sich wohl Individuen von jenen einfachen Färbungen mit vereinzelten hellen und weissen Punkten und Flecken neuen Localitäten an, die eine weitere Ausbildung und Vermehrung der hellen Zeichnung bewirkten. Einerseits nahmen alle diese Thiere eine regelmässige und kleingefleckte Zeichnung an, und es entstanden die gefleckten Thiere (Fig. 6). Andererseits führten unregelmässig gefleckte Individuen (Fig. 12) zu braunweissen Exemplaren über. Wahrscheinlich haben sich auch zweistreifige Thiere dem Aufenthalt am Boden angepasst, haben ihre Streifen unterbrochen (Fig. 5) und sind allmählich zu einer der Fig. 9 entsprechenden Zeichnung gelangt, die sie bereits als braunweisse Thiere charakterisirt. Fig. 13 illustrirt einen anderen Weg der Entwickelung von gefleckten zu braunweissen Thieren. Dass in allen Fällen die weisse Mediane der einfarbigen, gestreiften und gefleckten Individuen von den braunweissen Thieren aufgegeben ist, oder sie sich aus Exemplaren ohne Medianen entwickelt haben, ist aus

der Auffälligkeit dieses Merkmals auf dem dunkeln Grunde zu erklären.

Auch das öftere Vorkommen von Chromatophoren, die ihre Fähigkeit, die Gestalt zu verändern, eingebüsst haben, lässt sich entwickelungsgeschichtlich erklären. Ursprünglich waren wahrscheinlich alle Chromatophoren beweglich, wenn auch vielleicht nicht in so hohem Grade, wie es jetzt viele sind. Während die Mehrzahl diese Eigenschaft weiter entwickelte, verlor eine geringe Anzahl sie mehr und mehr, ja einzelne wurden formbeständig.

Dass die weissen Chromatophoren in viel mehr Fällen als die braunen ihre rasche Variabilität der Form verloren haben, lässt sich z. Th. ohne Schwierigkeit aus der geringen Bedeutung erklären, die die contrahirten weissen Chromatophoren für die Gesammtfärbung haben. Wenn schon die braunen Farbstoffzellen im contrahirten Zustande wenig Färbung geben, so färben weisse contrahirte Chromatophoren die Gewebe noch viel weniger. Sie mussten daher, wo sie wirken sollten, so z. B. als Bedeckung der dunkeln Darmmedianen, stets mehr oder minder dilatirt sein. Diese Nothwendigkeit konnte aber leicht eine gewisse Constanz in der Form herbeiführen und die Unmöglichkeit hervorrufen, später noch die völlige Contraction zu vollziehen. Schützte nun gar eine Färbung, die ein reines Weiss erforderte, wie es bei den braunweissen Thieren der Fall ist, so wurde leicht ein hoher Dilatationsgrad constant.

Dass die braunen Chromatophoren auf den Säumen, die die Bänder und Medianen der streifigen, zuweilen auch der einfarbigen und gefleckten Thiere umgeben, stets dilatirt sind und nur wenig ihre Form verändern, erklärt sich aus der Function dieser Säume. Sollten sie als Längslinien die Blattnerven mit Erfolg nachahmen, so mussten sie natürlich stets dunkel aussehen. Die Chromatophoren aber, die die schwarzbraune Farbe erzeugen und die stets sehr stark dilatirt sind, verloren ihre Contractionsfähigkeit infolge des Umstandes, dass die schwarzbraunen Thiere stets auf dem Boden lebten und hier nie in die Lage kamen, sich ganz aufzuhellen. Ja, eine ganz helle Farbe hätte sie ohne Frage verrathen, während gerade der Wechsel zwischen hellen und tiefbraunen Flecken sie schützte. Es ist aus diesen und manchen ähnlichen Gründen wohl einzusehen, warum in einzelnen Fällen die Function von Chromatophoren erlosch.

Ich glaube somit die Färbungen und ihre Function als sympathische bei einem Thiere beschrieben zu haben, das es wohl

verdient, unter seinen näheren und ferneren Verwandten aus der Abtheilung der Crustaceen hervorgehoben und seinem Mitbewohner des Kieler Hafens, Gobius Ruthensparri, dessen Farbenwechsel Heincke (78) beschrieben hat, an die Seite gestellt zu werden. Idotea tricuspidata ist durch eine ganze Reihe von Eigenschaften vorzugsweise geeignet, ein gutes Object für das Studium der thierischen Farben und namentlich der chromatischen Function zu liefern. Ihre ungemeine Häufigkeit bietet das reichhaltigste Material für Beobachtung und Experiment dar. Ihrer grossen Lebenszähigkeit wegen lässt sie sich zu stark in die Organisation eingreifenden Experimenten benutzen. Die Durchsichtigkeit der grossen Thiere, die das Beobachten der Vorgänge im unversehrten Körper unter dem Mikroskop selbst bei stärkerer Vergrösserung gestattet, ist von nicht geringem Vortheil. Die Grösse und die hohe Ausbildung der Chromatophoren erleichtern endlich die Untersuchung nicht wenig. Belohnt wird dieselbe jedoch durch eine so hoch ausgebildete Verschiedenheit und Variabilität in den Färbungen, wie sie gewiss nicht bei vielen Thieren gefunden wird.

Der prächtige Farbenschmuck und die zierlichen Zeichnungen unseres Thieres sind aber um so überraschender, als das Meer so gänzlich aller der Gebilde entbehrt, denen die farbengeschmückten Arthropoden des Landes nachahmen. Anstatt der vielen mit Blumen reich ausgestatteten Landpflanzen besitzt das Meer nur wenige schlicht gefärbte Gewächse, und selbst die auf dem Lande oft farbig zu Tage tretenden Gesteine sind im Wasser von einer missfarbenen Decke von Mud oder kleinen Organismen überzogen.

Verzeichniss der citirten Literatur.

Die mit einem Stern versehenen Nummern enthalten Angaben über Idotea tricuspidata Desm.

1. Carolus a Linné, Fauna Suecica etc. Editio altera aucta. Stockholm 1761.

2. Johann Anton Scopoli, Entomologia Carniolica exhibens insecta Carnioliae etc. Vindobonae 1763.

*3. Petrus S. Pallas, Spicilegia Zoologica. Tom. I. Fasc. IX. Berolini 1772. Tab. IV. Fig. 6 A—D.

4. Thomas Pennant, The British Zoology. 4. edit. Vol. IV. London 1777.

5. Carolus a Linné, Systema naturae. Cura J. Fr. Gmelini. Tom. I. Pars V. Lipsiae 1788.

6. Olivier, Encyclopédie méthodique. Tom. VI. Histoire naturelle. Insectes. Paris 1791.

7. Joh. Christ. Fabricius, Sypplementum entomologiae systematicae. Hafniae 1798.

8. Pierre Andre Latreille, Genera Crustaceorum et Insectorum secundum ordinem naturalem etc. Tom. I. Parisiis et Argentorati 1806.

*9. Jean Victor Andouin, Explication sommaire des planches de Crustacés de l'Égypte et de la Syrie, publiées par Jules César Savigny etc. (J. C. Savigny, Description de l'Égypte et de la Syrie etc. Histoire naturelle. Zoologie. Paris 1809 p. 77.)

*10. William Elford Leach, A tabular View of the external Characters of four Classes of Animals etc. (The Transactions of the Linnean Society of London. Vol. XI. London 1815 p. 306.)

*11. Thomas Say, An account of the Crustacea of the United Staates (Journal of de Academy of Natural Sciences of Philadelphia. Vol. I. Part II. Philadelphia 1818 p. 423.)

*12. Derselbe, Observations on some of the Animals described in the Account of the Crustacea of the United States (ebend. p. 442.)

*13. Anselme — Gaetan Desmarest, Malacostracés (Dictionnaire des sciences naturelles etc. Tom. XXVIII. Strasbourg. Paris 1823 p. 138).

*14. Derselbe, Considérations générales sur la classe des Crustacés etc. Paris 1825.

*15. Antoine Risso, Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale etc. Tom. V. Paris 1826.

*16. Polydore Roux, Crustacés de la Méditerranée et de son litoral. Paris et Marseille 1828. Pl. XXIX. Fig. 1—12. Pl. XXX. Fig. 1—9.

*17. Felix Edouard Guérin-Méneville, Iconographie du Règne animal de G. Cuvier. Tome II. Pl. 3. Fig. 1. Tome III. Paris 1829—1844.

*18. Edward Hitschcock, A Catalogue of the Animals and Plants in Massachusetts (Report on the Geology, Mineralogy, Botany and Zoology of Massachusetts. Amherst. 1833 p. 543).

19. Robert Templeton, Catalogue of Irish Crustacea, Myriapoda and Arachnoidea, selected from the Papers of the late John Templeton (The Magazine of Natural History, cond. by J. C. Loudon. Vol. IX. London 1836 p. 9).

*20. Heinrich Rathke, Beitrag zur Fauna der Krym (Mémoires présentées à l'Académie impériale des sciences de St.-Pétersbourg. Vol. 3. St.-Pétersbourg 1837 p. 291).

*21. J. B. P. A. de Lamarck, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. II[de] édit. Vol. V. Paris Londres 1838.

*22. Edward Moore, Catalogue of the Malacostracous Crustacea of South Devon (The Magazine of Natural History, cond. by E. Charlesworth. Vol. 3. London 1839 p. 284).

*23. Henri Milne Edwards, Histoire naturelle des Crustacés. Tom. III. Paris 1840.

24. Joly, Histoire d'un petit Crustacé (Artemia salina Leach), auquel etc. (Annales des sciences naturelles. II. sér. Tom. XIII. Zoologie. Paris 1840 p. 225.

*25. Anders Sandöe Oerstedt, Beretning om en Excursion til Trindelen, en Alluvialdannelse i Odensenfjord, i Efteraaret 1841, d. 19 de Octbr. (Naturhistorisk Tidsskrift. 3. Bd. Kjöbenhavn 1840. 1841 p. 552.)

*26. Eduard Eichwald, Fauna Caspio-Caucasia nonnullis observationibus novis illustravit. Petropoli 1841. Tab. 37. Fig. 6.

*27. Augustus Addison Gould, Report on the Invertebrata of Massachusetts. Cambridge 1841.

28. Rudolph Wagner, Ueber die merkwürdige Bewegung der Farbenzellen (Chromatophoren) der Cephalopoden und eine muthmasslich neue Reihe von Bewegungsphänomenen in der organischen Natur (Archiv für Naturgeschichte. 7. Jahrg. 1. Bd. Berlin 1841 p. 35).

*29. Heinrich Rathke, Beiträge zur Fauna Norwegens (Novorum Actorum Academiae Caesareae Leopold.-Carolin. naturae curios. vol. XX. pars prior. Vratislaviae et Bonnae 1843 p. 1).

*30. Ernst Gustav Zaddach, Synopseos Crustaceorum Prussicorum Prodromus. Dissert. zoolog. Regismontani 1844.

*31. James E. De Kay, Zoology of New-York, or the New-York Fauna. Part VI. Crustacea. Albany 1844. Tab. X. fig. 42.

32. Albert Kölliker, Entwickelungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844.

33. Emil Harless, Untersuchung der Chromatophoren bei Loligo (Archiv für Naturgesch. 12. Jahrg. 1. Bd. Berlin 1846 p. 34).

*34. Adam White, List of the Specimens of Crustacea in the Collection of the British Museum. London 1847.

35. Carl Theodor v. Siebold, Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere. Berlin 1848. (Lehrbuch der vergl. Anat. von v. Siebold und Stannius. 1. Theil.)

*36. Hippolyte Lucas, Histoire naturelle des animaux articulés. Première partie. aus: Exploration scientifique de l'Algérie pendant les annèes 1840 — 1842. Sciences physiques. Zoologie. I. Paris 1849.

*37. Adam White, List of the Specimens of British Animals in the Collection of the British Museum. Part. IV. Crustacea. London 1850.

*38. John Graham Dalyell, The Powers of the Creator etc. Vol. I. London 1851. Plate 63. Fig. 5—9.

39. Lereboullet, Note sur les variétés rouge et bleue de l'Écrevisse fluviatile (Comptes rendus hebdomad. des séances de l'Académie des sciences. Tom. XXXIII. Paris 1851 p. 367).

*40. Leonard Alexander Johann Burgersdijk, Annotationes de quibusdam Crustaceis indigenis. Dissert. inaug. Lugduni Batavorum 1852.

41. Ernst Brücke, Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons (Denkschriften der kaiserl. Acad. der Wissenschaften. Mathem.-naturwiss. Classe. 4. Bd. Wien 1852 p. 179.)

42. Carl Bruch, Ueber die thierischen Farben und Farbstoffe (Bericht über die Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel. 10. Bd. Basel 1852 p. 194).

*43. Wilhelm Liljeborg, Hafs-Coustaceer vid Kullaberg (Oefversigt af Kongl. Vetenskaps-Academiens Förhandlingar. 9. Arg. 1852. Stockholm 1853 p. 1).

44. Heinrich Müller, Ueber das Männchen von Argonauta Argo und die Hectocotylen (Zeitschrift für wiss. Zool. 4. Bd. Leipzig 1853 p. 1).

45. Carl Gegenbaur, Albert Kölliker und Heinrich Müller, Bericht über einige im Herbste 1852 in Messina angestellte vergleichend-anatomische Untersuchungen (ebend. p. 332).

46. Heinrich Müller und Carl Gegenbaur, Ueber Phylirrhoe bucephalum (ebend. 5. Bd. Leipzig 1854 p. 357).

47. Emil Harless, Ueber die Chromatophoren des Frosches (ebend. p. 372).

*48. William Stimpson, Synopsis of the Marine Invertebrata of Grand Manan, or the Region round the Bay of Fundy, New-Brunswick (Smithsonian Contributions to Knowledge. Vol. VI. Washington 1854).

*49. Joseph Leidy, Contributions towards a Knowledge of the Marine Invertebrate Fauna, of the Coasts of Rhode Island and New-Jersey (Journal of the Academy of Natural Science. Second series. Vol. 3. Philadelphia 1855—1858 p. 135).

*50. Michael Sars, Oversigt over dei den norsk-arctiske Region forekommende Krebsdyr (Forhandlinger i Videnskabs-Selskabet i Christiania. Aar. 1858. Christiania 1859 p. 122).

*51. Chr. Lütken, Nogle Traek af Dyrelivet i Havet ved vore Kyster. Tre populaere Foredrag etc. i Vinterhalvaaret 1859—1860. (Sep.-Abdruck.)

*52. C. Spence Bate, List of the British Marine Invertebrate Fauna, by Robert Mc. Andrew. Crustacea (Report on the thirtieth Meeting of the British Association for the Advancement of Science, held etc. 1860. London 1891 p. 217).

*53. Adolph Eduard Grube, Ein Ausflug nach Triest und dem Quarnero. Berlin 1861.

*54. H. Adolph Meyer und Karl Möbius, Kurzer Ueberblick der in der Kieler Bucht von uns beobachteten wirbellosen Thiere, als Vorläufer einer Fauna derselben. Hamburg 1862. (Sep.-Abdr. aus dem Archiv für Naturgesch. 28. Jahrg.)

*55. Alfred Merle Normans, Reports of deep-sea dredging on the coast of Northumberland and Durham 1862—64. Report on the Crustacea (Natural History Transactions, Northumberland and Durham. Vol. I. 1865 p. 12).

*56. Camill Heller, Carcinologische Beiträge zur Fauna des adriatischen Meeres (Verhandlungen der k.-k. zoologisch-botanischen Gesellsch. in Wien. 16. Bd. Wien 1866 p. 723).

*57. Johann Marcusen, Zur Fauna des schwarzen Meeres (Archiv für Naturgesch. 33. Jahrg. 1. Bd. Berlin 1867 p. 357).

*58. Alfred Merle Norman, Report on the Committee appointed for the purpose of exploring the Coasts of the Hebrides by means of the Dredge. Part. II. etc. (Report of the thirty-sixth Meeting of the British Association for the Advancement of science, held etc. 1866. London 1867 p. 193.)

59. George Ossian Sars, Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège. Ière livraison. Les Malacostracés. Christiania 1867.

*60. C. Spence Bate and J. O. Westwood, A History of the British Sessile-eyed Crustacea. Vol. II. London 1868.

*61. Alexandre Lafont, Note pour servir à la Faune de la Gironde contenant la Liste des animaux marins, dont la présence à Arcachon a été constatée etc. Bordeaux 1868. (Extrait des Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux.)

62. Theodor Hering, Ueber die Bewegungen der sternförmigen Pigmentzellen und die dadurch erzeugten Veränderungen in der Hautfarbe der Frösche (Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 7. Jahrg. Berlin 1869 p. 49.)

*63. Alfred Merle Norman, Shetland Final Dredging Report. Part. II. etc. (Report of the thirty-eighth Meeting of the Brit. Assoc. for the Advancement of Science, held etc. 1868. London 1869 p. 247.)

*64. Julius Münter und Reinhold Buchholz, Ueber Balanus improvisus Darw. var. gryphicus Münter. Beitrag zur carcinologischen Fauna Deutschlands (Mittheilungen aus dem naturw. Vereine von Neu-Vorpommern und Rügen. 1. Jahrg. Berlin 1869 p. 1).

65. Godefroy Lunel, Note sur la variété rouge de l'écrevisse commun. (Archives des sciences physiques et naturelles. Nouv. pér. Tom. 37. Genève 1870.)

66. Goltz, Ueber den Einfluss der Nerven auf vegetative Vorgänge im Thierkörper (Tageblatt der 44. Vers. deutscher Naturforscher und Aerzte in Rostock 1871. Rostock 1871 p. 147).

*67. Adolf Metzger, Die wirbellosen Meeresthiere der ostfriesischen Küste (Sep.-Abdr. aus dem 20. Jahresbericht der naturhist. Ges. zu Hannover. Hannover 1871).

68. George Pouchet, Sur les rapides changements de coloration provoqués experimentalement chez les Crustacés et sur les co-

lorations bleues des poissons (Journal de l'Anat. et de la Physiol. norm. et pathol. etc. par Ch. Robin VIII. année 1872. Paris 1872 p. 401).

69. Derselbe, Recherches anatomiques sur la coloration bleue des Crustacés (ebend. IX. année 1873. Paris 1873 p. 290).

*70. Addison Emmory Verrill, Report upon the Invertebrate Animals of Vinegard Sound and the Adjacent Waters etc. (United States Commission of Fish and Fisheries. Part. I. etc. Washington 1873 p. 295. Pl. V. fig. 23.)

*71. Oscar Harger, In diesem Report p. 545.

*72. Karl Möbius, Die wirbellosen Thiere der Ostsee (Jahresbericht der Commission zur wiss. Untersuchung der deutschen Meere in Kiel für das Jahr 1871. I. Jahrg. Berlin 1873 p. 97).

*73. Derselbe, On the Invertebrate Animals of the Baltic. (The Annals and Magazine of Nat. Hist. Vol. 12. London 1873. p. 81.)

*74. William Carmichael M' Intosh, On the Invertebrate Marine Fauna and Fishes of St. Andrews (ebend. Vol. 14. London 1874 p. 258).

*75. Jan Ritzema Bos, Bijdrage tot de Kennis van de Crustacea hedriophthalmata van Nederland en zijne Kusten. Akademisch Proefschrift etc. Groningen 1874.

*76. Addison Emmory Verrill, Brief Contributions to Zoology from the Museum of Yale College. Results of recent Dredging Expeditions on the Coast of New-England (The American Journal of Science and Arts. III. ser. Vol. VII. New-Haven 1874 p. 131).

*77. Joseph Frederick Whiteaves, On recent Deep-sea Dredging Operations in the Gulf of St. Lawrence (ebend. p. 210).

78. Heincke, Bemerkungen über den Farbenwechsel einiger Fische. (Schriften des naturwissenschaftl. Vereines für Schleswig-Holstein. 1. Bd. Kiel 1875 p. 255.)

79. A. Vulpian, Leçons sur l'appareil vaso-moteur. (Physiologie et Pathologie. Tome I. Paris 1875.)

80. P. Harting, Zoölogische Aanteekeningen Gedurende een Verblijf te Scheveningen. (Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging. 1. Bd. s' Gravenhage. Rotterdam p. 197.)

81. Referat von Troschel über diese Arbeit im: Archiv für Naturgesch. 41. Jahrg. 2. Bd. Berlin 1875 p. 144.

*82. Adolf Metzger, Zoologische Ergebnisse der Nordseefahrt. X. Crustaceen. (Jahresbericht der Commission zur wiss. Untersuchung

der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1872, 1873 etc. II. und III. Jahrg. Berlin 1875 p. 277.)

*83. Carl Claus, Grundzüge der Zoologie. 3. Aufl. Marburg und Leipzig 1876.

84. George Pouchet, Des changements de coloration sur l'influence des nerfs. (Journal de l'Anat. et de la Physiol. etc. par Robin et Pouchet. Paris 1876 p. 1.)

85. Georg Seidlitz, Beiträge zur Descendenz-Theorie. Leipzig 1876.

*86. Thomas Roscoe Rede Stebbing, A new Australian Sphaeromid, Cyclura venosa; and notes on Dynamene rubra and viridis. Read 1874. (The Journal of the Linnean Society. Zoology. Vol. XII. London 1876 p. 146.)

*87. J. D. Catta, Note sur quelques Crustacés erratiques. (Annales des sciences naturelles. VI. sér. Zoologie et Paléont. Tom 3. Paris 1876 p. 1.)

88. Coenrad Kerbert, Ueber die Haut der Reptilien und anderer Wirbelthiere. (Archiv für mikrosk. Anat. 13. Bd. Bonn 1877 p. 205.)

*89. Fr. Meinert, Crustacea Isopoda, Amphipoda et Decapoda Daniae, etc. (Naturhistorisk Tidsskrift. 3. Raekke. 11. Bd. Kjöbenhavn 1877 p. 57.)

90. Wladimir Schmankewitsch, Zur Kenntniss des Einflusses der äussern Lebensbedingungen auf die Organisation der Thiere. (Zeitschrift für wiss. Zool. 29. Bd. Leipzig 1877 p. 429.)

91. Camill Heller, Zur näheren Kenntniss der in süssen Gewässern des südlichen Europas vorkommenden Meerescrustaceen (ebendas.).

92. August Weismann, Ueber die Schmuckfarben der Daphnoiden (ebend. 30. Supplbd. Leipzig. 1878 p. 123).

93. S. Jourdain, Sur les changements de couleur de Nica edulis. (Comptes rend. hebdomad. des séances de l'Acad. des Sciences. Tom. 87. Paris 1878 p. 302.)

*94. Oscar Harger, Descriptions of new Genera und Species of Isopoda, from New-England and adjacent Regions. (The American Journal of Science and Arts. III. ser. Vol. XV. New-Haven 1878 p. 373.

*95. Heinrich Lenz, Die wirbellosen Thiere der Travemünder Bucht. Theil I. (Jahresbericht der Commission zur wiss. Untersuchung der deutschen Meere in Kiel für die Jahre 1874, 1875, 1876 etc. IV., V. u. VI. Jahrg. Berlin 1878 Anhang.)

96. Alfred Russel Wallace. Die Färbung der Thiere und Pflanzen. (Kosmos, her. v. Caspari, Jaeger und Krause. II. Jahrg. 4. Bd. Oct. 1878—März 1879. Leipzig p. 115.)

97. Paul Mayer, Carcinologische Mittheilungen. VIII. Ueber Farbenwechsel bei Isopoden. (Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel, etc. 1. Bd. Leipzig 1879 p. 521.)

98. G. Haller, Beiträge zur Kenntniss der Lämodipodes filiformes. (Zeitschr. f. wiss. Zool. 33. Bd. Leipzig 1879 p. 350.)

*99. Oscar Harger, Report on the Marine Isopoda of New-England and adjacent Waters. (United States Commission of Fish and Fisheries. Part VI. Washington 1880 p. 297. Pl. V. Fig. 24—26.)

100. Karl Möbius, Beiträge zur Meeresfauna der Insel Mauritius und der Seychellen. Berlin 1880.

*101. Oscar Harger, Notes on New-England Isopoda. (Proceedings of the United States National Museum. Washington 1879 p. 157. Aus: Smithsonian Miscellaneous Collections. Vol. XIX. Washington 1880.)

102. Karl Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. Leipzig 1880. (39. und 40. Band der „Internat. wiss. Bibliothek".)

*103. Yles Delage, Circulation des Édriophthalmes. (Archives de Zoologie expérimentale et générale. Tome IX. Année 1881. Paris.)

104. Thomas H. Huxley, Der Krebs. Eine Einleitung in das Studium der Zoologie. Leipzig 1881. (Internation. wiss. Bibl. Bd. 48.)

105. C. Fr. W. Krukenberg, Der Mechanismus des Chromatophorenspieles bei Eledone moschata. (Vergleichend-physiologische Studien. 1. Reihe. Heidelberg 1881.)

*106. S. Jourdain, Recherches sur les poils à batonnet de l'antenne interne des Crustacés précédés de quelques remarques sur les poils dits olfactifs. (Journal de l'Anat. et de la Physiol. etc. par Robin et Pouchet. XVII. année. Paris 1881 p. 402.)

107. Max Weber, Anatomisches über Trichonisciden. (Archiv für mikroskop. Anatomie. 19. Bd. Bonn 1881 p. 579.)

108. Friedrich Knauer, Die Schutzfärbungen der Thiere. (Humboldt, her. von G. Krebs. 1. Jahrg. 1. Heft. Stuttgart 1882 p. 13.)

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren beziehen sich auf Idotea tricuspidata Desm.

Fig. 1 bis 13 zeigen in Umrissfiguren eine Anzahl Färbungsvarietäten. Die Thiere sind in der Lage dargestellt, die sie auf einer glatten Fläche, etwa dem Boden einer Schüssel, einnehmen. Es ist die Form insofern etwas geändert, als die schwach gewölbte Rückenfläche der Thiere in eine Ebene gebogen gedacht ist, so dass die Thiere in der Abbildung breiter erscheinen, als sie in Wirklichkeit sind. Es war diese Aenderung nöthig, da die lateralen Parthieen in einer richtigen perspectivischen Darstellung an Deutlichkeit, namentlich der Grössenverhältnisse, Einbusse gelitten hätten.

Die getönten Stellen der Abbildungen sind in der Natur braun gefärbt, und es entspricht die Intensität des Tones der Intensität dieser Farbe. Alle ungefärbten Stellen sind in Wirklichkeit weiss oder gar nicht pigmentirt. Ein Unterschied zwischen beiden Fällen konnte im Schwarzdruck nicht wiedergegeben werden.

Fig. 1 stellt ein ziemlich hellbraunes Individuum dar. Es besitzt eine weisse Darmmediane, die von dem unter ihr liegenden dunkel durchscheinenden Darm eingefasst wird.

Fig. 2. Ein Exemplar mit einem breiten dunkelbraunen medianen Bande, welches schmal schwarzbraun gesäumt ist. Die Ränder des Thieres sind nicht pigmentirt. Die Mediane trägt einige weisse Flecken. Auch hier scheint der Darm durch.

Fig. 3. Ein Exemplar von gleicher Färbung im aufgehellten Zustande. Der Innenraum des Bandes ist hellbräunlich gefärbt. Die weissen Flecken fehlen diesem Individuum.

Fig. 4. Ein Thier mit zwei schwarzbraunen Längsstreifen, die sich nicht umfärben. Die Ränder sind gar nicht, die Mediane ist weiss pigmentirt.

Fig. 5. Ein Individuum mit zwei mehrfach unterbrochenen Längsstreifen, die braun gesäumt sind. Mit Ausnahme dieses Saumes können sich die dunkeln Felder, die hier hellbraun dargestellt

sind, umfärben. Die Ränder des Thieres sind nicht pigmentirt, die Mediane und die Lücken der beiden Streifen sind weiss.

Fig. 6. Ein geflecktes Exemplar. Die Grundfarbe ist ein mässig dunkles Braun. Die Flecken auf den hinteren Theilen der Seitenplatten sind nicht pigmentirt, alle andern Flecken sowie die Mediane sind weiss.

Fig. 7 bis 11. Braunweisse Exemplare, die neben einem tiefen Schwarzbraun ein reines Weiss zeigen. Die Thiere vermögen ihre Farben nicht zu wechseln.

Fig. 12. Ein Individuum von mässig dunkelbrauner Grundfarbe mit weissen Punkten und Flecken.

Fig. 13. Ein Thier, dessen Grundfarbe ein mässig dunkles Braun ist. Die hellen Flecken des Thorax sind hellbräunlich gefärbt, die Mediane und das Querband auf der Mitte der Schwanzplatte sind weiss pigmentirt. Das distale Drittel des Abdomens ist rothbraun mit dunkelbraunem Saume.

Fig. 14 bis 22 sind nach mikroskopischen Präparaten in den Umrissen mit der Camera lucida entworfen worden. Es ist dabei namentlich auf die Contouren der Chromatophoren und ihrer Ausläufer geachtet worden. Keine Abbildung ist ein Combinationsbild.

Fig. 14 bis 19. Frei präparirte Hypodermisstücke mit Chromatophoren, von aussen gesehen.

Fig. 14. Alc. Alauncarium. Nelkenöl. C. B. Vergr. $^{320}/_{1}$.
ch. Contrahirte Chromatophoren.
a. Eine derselben, möglichst contrahirt.
n. Kerne der Hypodermis.

Fig. 15. Anfang der Dilatation der Chromatophoren. Wickersheimersche Flüss. Glyc. Vergr. $^{320}/_{1}$.
n. Kerne der Chromatophoren.

Fig. 16. Dilatationsstadium, in dem sich die Ausläufer berühren. Alc. Nelköl. C. B. Vergr. $^{320}/_{1}$.
a. Verschmelzungspunkt der Ausläufer zweier Chromatophoren.
b. Ausläufer, welche nach aussen hin entsandt sind und infolge dessen über anderen Theilen der Chromatophoren liegen.
c. Ein Ausläufer, der sich in den von zwei benachbarten Chromatophoren freigelassenen Raum einschiebt.

Fig. 17. Inmitten contrahirter Chromatophoren liegt eine Gruppe von vier stark dilatirten Farbstoffzellen. Alc. Saffranin. Nelköl. C. B. Vergr. $^{90}/_{1}$.
a. Zwei stark contrahirte Chromatophoren.

b. Zwei Chromatophoren, welche nur auf den von einander abgewandten Seiten Ausläufer aussenden.

Fig. 18. Eine Chromatophore, die sich dilatirt hat, ohne dass ein centraler Zellkörper bestehen bleibt. Alc. Terpentinöl. C. B. Vergr. $^{320}/_{1}$.

n. Ihr Kern.

Fig. 19. Eine Gruppe von fünf stark dilatirten Chromatophoren, deren Ausläufer ein dichtes Netzwerk bilden. Glyc. Vergr. $^{320}/_{1}$.

Fig. 20. Der distale Abschnitt eines rechten letzten Abdominalfusses, von aussen gesehen. Derselbe zeigt die Färbung eines gefleckten Exemplares. Sofort nach der Präparation in Glycerin eingelegt und gezeichnet. Vergr. $^{50}/_{1}$.

a. Chromatophoren, welche Ausläufer zwischen Lücken senden, die von benachbarten Chromatophoren gelassen sind.

w. Weisse Chromatophoren.

Fig. 21. Der seitliche Theil eines ersten Caudalsegmentes, von der dorsalen Seite gesehen. Von einem Exemplare mit einem dunkelbraun gesäumten Längsbande und mit nicht pigmentirten Rändern. Behandlung wie Fig. 20. Vergr. $^{90}/_{1}$.

w. Weisse Cromatophoren.

Fig. 22. Querschnitt durch die Haut. Alc. Pikrokarmin. Nelköl. C. B. Vergr. $^{320}/_{1}$.

ch. Chitinpanzer.

chr. Ziemlich contrahirte Chromatophoren.

h_1. Die obere Schicht der Hypodermis.

h_2. Die untere Schicht derselben.

b. Bindegewebe.

Die Entwicklung der Deckknochen

am

Kopfskelett des Hechtes (Esox lucius).

Von

Dr. Johannes Walther.

Hierzu Tafel III und IV.

Seit durch die Arbeiten von Oscar Hertwig[1]) die Entstehung der sogenannten Deckknochen auf die Bildung von Schleimhautzähnchen zurückgeführt worden ist, die den Placoidschuppen der Selachier homolog sind, ist die viel discutirte Frage der Osteogenese in ein anderes neues Licht getreten. Während nun durch die oben citirten Arbeiten die Entstehung der Deckknochen aus Schleimhautzähnchen für Selachier, Ganoiden und Amphibien nachgewiesen worden ist, sind diesbezügliche Untersuchungen bei Teleostiern bislang noch nicht gemacht worden. Selbst die eingehende Monographie Parkers über Structur und Entwicklung des Lachsschädels[2]) erwähnt die Schleimhautzähnchen, welche der Bildung mehrerer Knochen vorausgehen, nicht, und nur entfernt lässt sich eine Stelle in Parkers „Morphologie des Schädels[3]) hierauf deuten. Der Einzige, der Zähnchen beschreibt, die der Knochenentwicklung vorausgehen, ist Carl Vogt[4]).

Von den bei uns lebenden Fischen ist jedenfalls der Hecht für derartige Untersuchungen das geeignetste Object. Abgesehen davon, dass er zu den wenigen Sommerlaichfischen gehört, enthält

---

[1]) Oscar Hertwig, Placoidschuppen der Selachier. Jen. Zeitschrift VIII. — Zahnsystem der Amphibien. Archiv f. mikr. Anat. XI. Supplement. — Hautskelett der Fische. Morph. Jahrb. II.

[2]) Parker, On the structure and development of the skull in the Salmon. Phil. Transact. 1873.

[3]) Parker, Morphologie des Schädels (übers. v. Vetter). §. 780.

[4]) C. Vogt, Embryologie des Salmones.

sein Schädel, wie schon Arendt[1]) und dann Vrolick[2]) gezeigt haben, sehr viel Knorpel; er darf daher schon aus diesem Grunde zu den niedriger organisirten Knochenfischen gerechnet werden; daneben zeigt er eine so reiche Bezahnung des gesammten Mundhöhlen- und Schlundskelettes, dass sich auch hierdurch ein primitiveres Verhalten kennzeichnet.

Auf den Rath und unter der Leitung des Herrn Professor Oscar Hertwig wurden vorstehende Untersuchungen im Frühjahr 1882 im anatomischen Institute zu Jena vorgenommen. Es galt nachzuweisen: *ob und in wie weit beim Hechte der Deckknochenbildung eine Entwicklung von Schleimhautzähnchen vorausgehe, und wie der Verknöcherungsprocess verlaufe.* Ich hatte ursprünglich die Absicht, die Entwicklung des Hechtschädels von seiner frühsten Anlage noch innerhalb der Eihülle zu studiren, da ich nicht wissen konnte, wann die ersten Knochen resp. Zähnchen erscheinen. Leider wurde mir dies durch einen unglücklichen Zufall vereitelt, und ich musste mich mit Embryonen begnügen, die schon einige Tage ausgeschlüpft waren. Aus der Fischzuchtanstalt zu Lübbinchen b. Guben erhielt ich solche, die etwa 4 Tage alt und 11 Mm. lang waren, und die ich in einem Brutkasten einen Monat lang lebend erhielt. Spätere Stadien fing ich aus einem Teich in der Nähe von Jena. Wahrscheinlich waren auch sie Ende März ausgeschlüpft, doch infolge besserer Nahrung bedeutend grösser als die im Kasten gezogenen. Da ich das Alter derselben nicht bestimmen konnte, bezeichne ich die betreffenden Stadien nach der Körperlänge in Millimetern.

Es sei mir hier gestattet, meinem hochgeschätzten Lehrer Herrn Professor Dr. O. Hertwig, dessen Wort und That bei meinen Studien wie besonders bei dieser Arbeit ich soviel verdanke, den herzlichsten Dank hierfür auszusprechen.

---

[1]) Arendt, De capitis ossei Esocis Lucii structura singulari.

[2]) Vrolick, Studien über die Verknöcherung etc. Niederl. Archiv f. Zoologie I.

I. Theil.

Beobachtungen.

Die Köpfe wurden meist frisch untersucht, nachdem sie in 2 % Kalilauge aufgehellt und in reichlichem Wasser abgepinselt worden waren. Zur besseren Orientirung über die Lagerverhältnisse einzelner Theile wurden Querschnittserien durch ganze Köpfe wie durch specielle Stücke angefertigt. (Gehärtet in ½ % Chromsäure und gefärbt mit Boraxcarmin oder gehärtet in schwächerem, dann stärkerem Alkohol und gefärbt mit Bismarkbraun.)

Erstes Stadium.

Die jüngsten mir zu Gebote stehenden Hechte waren etwa 4 Tage alt und 11 Mm. lang. Der Dottersack war zwar schon sehr resorbirt, doch immer noch deutlich zu sehen, Pigment in der Haut noch relativ wenig abgelagert.

1) Das Primordialcranium.

Das Primordialcranium, wie es nach Maceriren in Jodserum oder Behandlung mit 2 % Kalilauge und nachherigem Abpinseln isolirt wurde, besteht aus glashell durchsichtigem Embryonalknorpel. Die geringe Zwischensubstanz gegen die die einzelnen Zellen nicht so scharf wie später abgegrenzt sind, ist ziemlich weich. Die Knorpelzellen sind meist in einer zu der Längsrichtung des betreffenden Schädeltheiles senkrechten Ebene orientirt. Ein grosser Theil der Knorpelränder geht allmählig in embryonales Bindegewebe über; so der Pterygoidtheil und die oberen Ränder der Schädelwandung; daher sind manche Grenzen nur bei schwächerer Vergrösserung zu erkennen. Am Primordialcranium fällt vor allem der grosse Unterschied zwischen vertebralem und praevertebralem (oder facialem) Schädeltheil in die Augen (Taf. III, Fig. 1, 4), wie er nach Gegenbaurs[1]) Untersuchungen für den Selachierschädel festgestellt wurde, und zwar in gleicher Weise bei dorsaler wie seitlicher Ansicht. Die Grenze beider bildet die *Hypophysis* (*H*), welche vor dem eigenthümlich runzlichen Chorda-

---

[1]) C. Gegenbaur, Untersuchungen zu vergleich. Anatomie der Wirbelthiere, III, S. 295.

ende liegt. Die Hypophysis selbst ist, wie aus Quer- und Längsschnitten hervorgeht, schon vollständig abgeschnürt und mit dem Gehirn vereinigt.

Der praevertebrale Theil besteht aus den beiden Trabeculae, die fast vollständig verschmolzen sind. Während ihnen am Vorderende die Palatoquadratbogen (*pqu*) angelagert sind, umgreifen sie hinten die Hypophysisgrube, um in den vertebralen Schädeltheil überzugehen. Dieser, an Länge dem praevertebralen ungefähr gleich, kennzeichnet sich, zumal auf Querschnitten (Taf. III, Fig. 3) deutlich als eine Fortsetzung und Umbildung der embryonalen Wirbelsäule. In die basale Fläche ist die Chorda (*Ch*) eingelagert und allseitig von Knorpel umschlossen. Derselbe steigt dann beiderseits empor, um die laterale Bedeckung des Centralnervensystems zu bilden und die Gehörkapseln (Taf. III, Fig. 3 *Au*) (mit je 1—2 Otolithen) zu umschliessen. Dorsal ist es noch nicht zum Verschluss des cavumcranii gekommen, hier wird das Gehirn nur von weicheren Gewebstheilen bedeckt.

Der Palatoquadratknorpel articulirt wie gesagt seitlich am Vorderende des Ethmoidalknorpels (*eth*) (= *Trabeculae*), um sich schräg nach hinten und unten zu begeben und den Gelenkkopf für den Unterkiefer zu bilden. Dieser beginnt hier mit einer Art Pfanne zur Aufnahme des Gelenkkopfes, wird dann nach vorn dünner und verläuft ohne in der Mitte getrennt zu sein. Der Quadratumtheil des Palatoquadratum grenzt nach hinten an den unteren Theil des Hyomandibularbogens (*hm*) an, ein oben quadratisches, nach vorn und unten spitz zulaufendes Knorpelstück, mit dem in der Mitte durch ein kleines Knorpelstückchen (*sthy*) der Hyoidbogen (*hy*) verbunden ist. Die beiderseitigen Hyoidbogen wie die nachfolgenden 4 Kiemenbogen vereinigen sich median an einem Knorpelstab, der sich nach vorn in den Zungenknorpel (*li*) fortsetzt, nach hinten sich gabelt und so ein paar rudimentäre Kiemenbogen bildet.

2) Zahn- und Knochenbildung.

Auf dem eben geschilderten Stadium beobachtet man die ersten Schleimhautzähnchen; und zwar fand ich auf dem jüngsten der untersuchten Schädel: 2 Zähnchen auf dem Vorderende des Ethmoidalknorpels (*vo*), je 1 Zahn auf dem Vorderende des Palatoquadratbogens (*pa*), beiderseits 3 auf dem Unterkiefer (*mk*) und je 3 an der Stelle der späteren *Pharyngaea inferiora* (*ph. i*) und *superiora* (*ph. s*).

Die Anlage der Zähnchen geschieht in der schon vielfach[1]) beschriebenen Weise und wurden auf Querschnitten alle Entwicklungsstadien verfolgt. Das in die Tiefe wuchernde Epithelsäckchen wird von dem ihm entgegenwachsenden Dentinkeim eingestülpt (Taf. IV, Fig. 1). Es findet hierauf zwischen beiden die Anlage und das Wachsthum des Zahnes statt (Dentin- und Schmelztheil). Junge Zähne lassen auf Flächenbildern wie auf Querschnitten noch kein Cementplättchen erkennen. Die Verkalkung des subcutanen Bindegewebes zum Cementtheil des Zahnes beginnt zu einer Zeit, wo nur die obere Hälfte des Zahnes abgeschieden und verkalkt ist. Es giebt also ein Stadium, wo das Zahnspitzchen vom Cementtheil noch getrennt erscheint, wie Taf. IV, Fig. 5 *c. d* zeigt. (Auf die Bedeutung dieses Umstandes werde ich weiter unten zurückkommen.) In welcher Weise, ob durch Ausscheidung oder Umwandlung der betreffenden Bindegewebszellen das Cement- (Knochen-)plättchen angelegt wird, vermag ich nicht zu entscheiden. Dem fertigen Cementplättchen sind besonders an den Stellen des stärksten Wachsthums rundliche Zellen (Taf. IV, Fig. 1, 3) fest angelagert, die ich geneigt bin für Osteoblasten zu halten; sie werfen auf die Entstehungsweise des Cementes einiges Licht. Wie ich für die überwiegende Mehrzahl der Fälle nachweisen konnte, artikulirt der fertige Zahn auf dem Cementplättchen.

Der ausgebildete Zahn besteht (Taf. IV, Fig. 5 *e—i*) aus einem Dentinkegel mit Pulpahöhle, der auf einem meist löcherig-zelligen Knochenplättchen aufsitzt. Der Schmelzbeleg der Spitze ist an frischen Zähnchen nicht zu sehen, da er nicht wie bei den Amphibien[2]) gefärbt ist, und das gleiche Lichtbrechungsvermögen hat wie das Dentin. Bei Anwendung von stärkeren Säuren, wie sie Heinecke[3]) für Sichtbarmachung des Schmelzes der Hechtzähne empfiehlt, schmolz rasch die ganze obere Hälfte des Zahnes; und zwar wurden zuerst die inneren (Dentin) Theile gelöst, während ein zartes Häutchen sich davon abhob, um dann auch zu schmelzen. Das letztere entspricht dem Schmelz. Liess ich verdünnte Essigsäure auf einen Zahn einwirken und trat die Lösung der Kalksalze langsam ein, so grenzte sich bald der Schmelzbeleg deutlich vom Dentin ab (Taf. IV, Fig. 5 *g. h*). Derselbe besteht aus einem kleinen conischen Spitzchen, das nach unten in

[1]) O. Hertwig l. c.

[2]) O. Hertwig, Zahnsystem der Amph. S. 59.

[3]) Heinecke, Untersuchungen über die Zähne niederer Wirbelthiere.

einen dünnen Mantelsaum sich fortsetzt, der etwa das obere Drittel des Zahnes bedeckt.

Das Dentin, welches die grosse Masse des Zahnes bildet, erscheint völlig homogen. Im Inneren befindet sich die Pulpahöhle, die nach der Spitze zu in ein zartes Röhrchen sich fortsetzt — ob sie nach unten zu mit dem subcutanen Bindegewebe in Verbindung steht, konnte ich nicht beobachten.

Das Cement ist ein rundliches Plättchen, welches ziemlich uneben und von Löchern durchbrochen ist. Es verkalkt zuerst als ein kleiner Sockel (Taf. IV, Fig. 5 *c. d*), der dann nach unten und seitlich sich ausbreitet. Doppelzähne, die in ihrer ganzen Länge bis auf die Spitze verschmolzen sind, kommen vereinzelt vor (Taf. IV, Fig. 5 *h*).

Im Lauf weniger Wochen nahm die Zahl der Zähne erst langsam, dann immer schneller zu. Eine schematische Tabelle mag dies veranschaulichen:

Schema der Bezahnung:

Knochen	1. Woche	2. Woche	3. Woche	4. Woche	17 Mm. lang
Unterkiefer . .	3. 3.	3. 3.	4. 4.	7. 8.	18. 20.
Vomer	1. 1.	1. 1.	2. 2.	2. 2.	5. 6.
Palatinum . . .	1. 1.	1. 1.	2. 2.	4. 4.	15. 17.
Pharyng. inf. . .	3. 3.	4. 5.	6. 6.	9. 9.	12. 12.
Pharyng. sup. . .	3. 3.	5. 5.	6. 6.	10. 11.	16. 13.

Hand in Hand mit der Vermehrung der Zähnchen geht der Process der

Knochenbildung,

den ich an dem Beispiel des *Palatinum* hier näher beschreiben will: Wie aus obiger Tabelle ersichtlich ist, findet sich in der ersten Woche nach dem Ausschlüpfen auf dem Vorderende des Palatoquadratum je ein Zähnchen. Dasselbe ist vollständig ausgebildet und sitzt auf einem zelligen Cementplättchen auf. Nach hinten zu von dem Zahn bemerkt man in der Mitte der zweiten Woche die Anlage des zweiten Zahnes, der als kleines Spitzchen erscheint und auf Flächenbildern von einer zarten kreisrunden Linie umgeben ist. Man könnte geneigt sein diese Linie für die erste kreisförmige Anlage des Cementplättchens zu halten, doch entspricht sie dem Zwischenraum zwischen Schmelzepithel und

Dentinkeim, welcher bei Ansicht von oben natürlich als Kreis erscheinen muss. Am Anfang der dritten Woche bemerkt man, wie sich auch unter dem zweiten Zähnchen das zellige Knochenplättchen anlegt, welches dem Cement der Säugethierzähne entspricht. Die Knochenplättchen beider Zähne wachsen nun an ihrer Peripherie weiter, bis sie aneinanderstossen und verschmelzen. Da die Bildung des Cementknochens auf einer eigenthümlichen Umwandlung und Verkalkung der betreffenden Bindegewebsschicht besteht, so ist eine „Verschmelzung“ beider Cementstücke nicht schwer zu begreifen. Während dieser Verschmelzung findet man nach hinten zu schon weitere Zähnchen angelegt, die ihrerseits wieder je ein Cementplättchen bilden, das dann mit dem anderen sich vereinigt. Dieser Process der Zahnbildung, Cementbildung und Verschmelzung der Cementplättchen schreitet auf dem Palatinknorpel so lange weiter, bis derselbe ganz mit Zähnchen oder besser mit einer zahntragenden Knochenplatte überlagert ist. Daneben kann man beobachten, wie über der schon gebildeten Knochenplatte ebenfalls Zahnanlagen entstehen. Dieselben bleiben nicht isolirt, sondern vereinigen sich mit dem schon gebildeten Knochen, so dass derselbe mit alten und jungen Zähnchen bedeckt erscheint. (Ein Umstand, der für das Verständniss der Ersatzzahnbildung von Bedeutung ist.) In ganz gleicher Weise wie das Palatinum legt sich das *Dentale* am Unterkiefer an, nur dass hier schon frühzeitig eine Umwachsung des Meckel'schen Knorpels mit Knochen stattfindet, welch letzterer nur auf dem oberen Rande Zähnchen besitzt; es macht sich also schon hier eine Unabhängigkeit geltend zwischen den Processen der Zahn- und Knochenbildung. Die *Pharyngaea* sind schon in der ersten Woche als Knochenplättchen mit je 3 Zähnen zu erkennen. Im Laufe der Weiterentwicklung findet dann hier eine Zahnanlage statt, bei der keine selbstständigen Knochenplättchen gebildet werden, sondern wo die später entstehenden Zähnchen sich mit dem weiter fortwachsenden Cementplättchen der zuerst angelegten Zähne vereinigen. In der dritten Woche fand ich auch das erste Zähnchen auf einem *Kiemenbogen;* von da an ist die Entwicklung der Zähne daselbst eine sehr lebhafte, so dass auf einem Stadium von 17 Mm. Länge die Kiemenbogen mit je 2 Reihen Zähnchen bedeckt sind. Auch hierbei kann man, wie bei den *Pharyngaea* beobachten, dass der zweite Zahn alsbald mit dem Cementplättchen des ersten verschmilzt, so dass meist ein älterer und ein jüngerer auf einer Platte aufsitzen (Taf. IV, Fig. 5 *f. i*). Die Zahnentwicklung der Kiemenbogen be-

ginnt am oberen Theil, wo man die ältesten Zahngruppen (oft 3—5 auf einem Knochenstück vereinigt) findet und schreitet von da nach vorn und unten weiter.

Die eben beschriebenen Verhältnisse leiten zu einer Entwicklungsweise über, welche ich am *Vomer* beobachtete. Wie oben schon erwähnt finden sich an dem Vordertheil des Ethmoidalknorpels in der ersten Woche 2 Zähnchen von der bekannten Bildung. In der dritten Woche sieht man beiderseits je 2 deren Cementplatten zu verschmelzen beginnen. Während nun an beiden Seiten vorn immer mehr Zähnchen angelegt werden, vereinigen sich die beiden Knochenplatten median zum einfachen *Vomer*. Derselbe bildet jetzt ein dreieckiges Stück, das an seiner hinteren Spitze immer weiter wächst, ohne dass daselbst Zahnanlagen erschienen. Die letzteren entstehen zu einer viel späteren Zeit, wo der *Vomer* schon in seiner ganzen Länge angelegt ist. Der Modus der Vomerentwicklung, wie er eben dargestellt wurde, ist von hoher principieller Wichtigkeit, denn er lässt den Schluss machen, dass eine gewisse Unabhängigkeit bestehen kann zwischen Zahn- und Knochenentwicklung.

Dieses letztere finden wir denn auch bestätigt durch eine Anzahl Knochenanlagen, welche entstehen, ohne dass vorher Zähne gebildet würden.

Während nämlich Unterkiefer *(Dentale)*, Ethmoidalknorpel *(Vomer)*, Palatoquadratum *(Palatinum)*, sowie Kiemenbogen mit Knochen bedeckt werden, denen eine Zahnbildung vorausgeht, legen sich eine Anzahl Knochen an, die ich vorläufig Bindegewebsknochen (im Gegensatz zu den oben beschriebenen echten Zahn- oder Cementknochen) nennen will. Es sind dies *Maxillare, Jugale, Frontale, Parietale, Nasale* und *Clavicula*.

Wenn es mir auch nicht gelang die erste Entstehungsweise dieser Knochen, welche sehr frühzeitig erfolgt, zur Ansicht zu bringen, so lässt sich doch dieselbe auch hier einigermaassen herstellen aus Querschnittsserien, die zu diesem Behufe gemacht wurden. Zuerst ist hervorzuheben, dass diese Knochen in dem Bindegewebe der Schleimhaut entstehen, ungefähr in derselben Schicht, in der der Cementtheil der Schleimhautzähnchen sich bildet; zweitens, dass ihnen dieselben rundlichen Zellen angelagert sind, die wir an jenen Knochen als Osteoblasten bezeichneten, so dass Bindegewebsknochen von Cementknochen, wenn wir den Zahnbesatz unberücksichtigt lassen, nicht zu unterscheiden sind (vergl. Taf. III, Fig. 6 und Taf. IV, Fig. 11). Das *Maxillare* (Taf. III, Fig. 1,

4 *mx*) (und die *Clavicula*) findet sich in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen schon angelegt; es bildet ein zartes Knochenstreifchen, das mit seinem Vorderende dem Ethmoidalknorpel angelagert ist und in der die Mundhöhle begrenzenden Haut liegt. In der dritten Woche entsteht an seinem hinteren oberen Rande das *Jugale* (Taf. III, Fig. 7 *ju*). Wenn ich auch *Frontale, Parietale* und *Nasale* auf so frühen Stadien nicht zur Ansicht bringen konnte, so findet man sie doch bei einem 17 Mm. langen Hecht in der abgezogenen Kopfhaut als so grosse und so gestaltete Knochen, wie sie relativ auch am erwachsenen Schädel sich befinden. Sie werden sicher sehr früh angelegt, zumal da zu dieser Zeit (17 Mm.) das cavum cranii noch offen ist und das Centralnervensystem dorsal ohne Schutz sein müsste. Man kann auch das *Operculare* und die *Radii branchiostegi*, obgleich beide einem Knorpelstück angelagert sind, zu diesen Bindegewebsknochen rechnen, denn sie stehen später in keiner näheren Beziehung zu dem Knorpel, dem sie anliegen. Das *Operculare* entsteht in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen als ein Knochenring mit davon ausstrahlenden baumförmig verästelten Stäbchen. Es sitzt dem hinteren knopfförmigen Ende der Hyomandibularplatte auf. Die *Radii branchiostegi* werden in der dritten Woche angelegt und zwar zuerst am oberen, dem Stylohyoid nahen Ende des Hyoidbogens. Sie entwickeln sich von hier aus nach einander der Copula zu. Schon in der ersten Anlage derselben konnte constatirt werden, dass, wie beim erwachsenen Hechte, die 8 oberen Strahlen ausserhalb, die 5 unteren innerhalb des Hyoidbogens angelegt werden.

Das *Parasphenoid,* welches beim ausgewachsenen Hechte fast die ganze basis cranii bedeckt und, wie man beim Maceriren eines Hechtkopfes sehen kann, in ziemlich enger Beziehung zum Knorpelcranium steht, theilweise vom *Vomer* (einem echten Hautknochen) überlagert ist, muss doch seiner Entstehung nach zu den Bindegewebsknochen gerechnet werden. In der zweiten Woche konnte man beim Betrachten des Gaumens längs des Ethmoidalknorpels feine Knochenstreifchen erkennen (Taf. III, Fig. 4 *psph*); dieselben begannen in der Hypophysisgegend mit einem etwas zellig (dem Vomer sehr ähnlich) aussehenden Knochenplättchen, das nach vorn besenförmig in eine Anzahl Streifchen ausstrahlte. Auf Querschnitten (Taf. III, Fig. 2 *psph*) durch Köpfe dieses Stadium' bemerkt man das *Parasphenoid* ungefähr in der Mitte zwischen Ethmoidalknorpel und der äusseren Haut. Bei stärkerer Vergrösserung (Taf. III, Fig. 5) kann man sehen, dass das kleine Knochen-

plättchen zarte Fortsätze trägt, die in Fortsätze von Bindegewebszellen überzugehen scheinen. Auf Querschnitten durch ältere Stadien beobachtet man, dass der Knochen in die Tiefe gewuchert (Taf. III, Fig. 6) und vom Ethmoidalknorpel nur durch wenige Zellschichten getrennt ist, deren unterste wohl als Osteoblasten aufzufassen sind, in gleicher Weise wie eine Anzahl Zellen, die den Rändern und der Unterseite des Knochens anliegen. Bevor wir weitergehn mögen vorerst einige Worte gesagt werden über die Veränderungen, welche inzwischen am Primordialcranium sich geltend machten.

Zweites Stadium.

Die Embryonen fischte ich aus einem Teiche in der Nähe von Jena. Sie waren 17—25 mm. lang; der Dottersack war vollständig aufgezehrt; die Haut durch sternförmige braune und schwarze Pigmentzellen ziemlich undurchsichtig, so dass sie abgezogen werden musste, um gute Bilder zu erlangen. Während mein erstes Stadium dem vierten Stadium des Lachses bei Parker[1]) entspricht, lässt sich mein zweites mit dem fünften Parkers in Parallele bringen.

1) Das Primordialcranium.

Dem ersten Stadium gegenüber finden wir hier (Taf. IV, Fig. 1) die Grenzen der einzelnen Knorpelränder bestimmter. Der Verschluss des cavum cranii ist ein vollständigerer geworden; dasselbe ist aber noch immer weit offen, nur ein medianer Knorpelstab verbindet die Ränder der Vorder- und Hinterwand. Der Ethmoidalknorpel ist zwischen den Augenblasen emporgewuchert. Die Knorpelspangen des Visceralskelettes sind schlanker geworden. Bei makroskopischer Ansicht bemerkt man sodann die ersten Anlagen der Gelenkbildung. Indem an den betreffenden Stellen die Knorpelzellen gedrängter stehen und eine mittlere Schicht zellenärmeren Knorpels begrenzen, werden folgende Gelenke sichtbar:

Hyomandibulare — Symplecticum
Basihyale — Ceratohyale

je 2 Gelenkstellen an den vorderen, je 1 an den hinteren Kiemenbogen. Auch Stellen, die eine stärkere mechanische Arbeit zu leisten haben wie der Articulartheil des Unterkiefers, der Gelenkkopf des Quadratum und andere Stücke zeigen ein gedrängteres Vorkommen von Knorpelzellen. Die letzteren selbst näheren sich,

[1]) Parker, On the structure and development of the Skull in the Salmon.

zumal an manchen Stellen (Gehörkapsel) sehr dem Aussehen des echten Knorpelgewebes. Sie sind grösser geworden, zeigen stets einen deutlich sich abgrenzenden Kern und grenzen sich selbst gegen die, nicht mehr weiche, Zwischensubstanz scharf und klar ab.

2) Zahn- und Knochenbildung.

Was zuerst unsere Schleimhautzähnchen betrifft, so sind dieselben in grosser Anzahl zu finden. Der *Vomer* trägt etwa 20. Die *Palatina* gegen 40. Der obere Rand und die hintere Fläche des *Dentale* ist ganz mit ihnen bedeckt. Die Anlage des *Dentale* aus zwei Hälften ist klar und deutlich. Auf den Kiemenbogen stehen zwei Reihen von Zähnchen, die am unteren Ende des Knorpels einzeln, am oberen in Gruppen von 2—6 auf einem Knochenplättchen vereinigt sind. Die *Pharyngaea* besitzen je 20—30 Zähne.

Diese Zähne haben, wie im vorigen Abschnitt gezeigt wurde (s. I. Stadium) folgenden Zahn- resp. Cementknochen den Ursprung gegeben: *Vomer*, *Palatina*, *Dentale*, *Pharyngaea* und Knochenbeleg der *Kiemenbogen*. Daneben sind folgende Bindegewebsknochen gebildet: *Maxillaria*, *Jugalia*, *Frontalia*, *Parietalia*, *Nasalia* und das *Parasphenoid* (Taf. IV, Fig. 2). Es wurde am Ende vorigen Abschnittes geschildert, wie das letztere zwar nahe dem Epithel der Schleimhaut entsteht, dann aber in die Tiefe wächst. Dieser Skeletttheil leitet über zu einer dritten Art von Knochen, nämlich den

Perichondralknochen.

Es ist bekannt, dass die sogenannte perichondrale Verknöcherung (bei der die Knochensubstanz ohne trennende Gewebsschichten direct auf dem Knorpel liegt) bei den Teleostiern weit verbreitet ist. Da die Perichondralknochen in engster Beziehung zum Knorpel entstehen, werden sie allgemein zu den primären Knochen gerechnet, d. h. zu solchen *Skeletttheilen, die knorpelig präformirt sind und deren Knorpelsubstanz durch Knochengewebe resorbirt resp. ersetzt wird.* Indem ich bei Hechtembryonen, sowie bei halbjährigen Individuen Querschnittserien durch die verschiedenen Knochenanlagen des Kopfskelettes führte und auf ihr Verhalten zum Knorpel mein specielles Augenmerk richtete, fand ich, dass die Anlage und das Wachsthum der perichondral, d. h. dem Knorpel eng aufgelagerten Knochen, in verschiedener Art erfolgt; und es scheint mir, dass sowohl secundäre als primäre Knochen perichondral liegen können. Indem ich mich hier

auf die Beschreibung der einzelnen Knochenanlagen meines zweiten Stadium beschränke, werde ich auf das Principielle weiter unten zurückkommen.

1) Meckelscher Knorpel.

An der Stelle der späteren Dentale hatten sich gleich nach dem Ausschlüpfen beiderseits 3 Schleimhautzähnchen angelegt. Indem ihre Cementtheile verschmolzen, entstanden daraus 2 zahntragende Platten. Während nun fernerhin die Zunahme und Vermehrung der Zähnchen nur auf dem oberen Rande stattfindet, umwächst das Knochenplättchen den Knorpel vorn vollständig, nach hinten zu nur auf der äusseren Seite. Betrachtet man eine Querschnittserie durch den Unterkiefer eines Hechtes von 23 mm. (die einzelnen Schnitte waren nach neuerer Methode mit Schellack fixirt, so dass die Serie vollständig und ungestört war), so kann man das eigenthümliche Verhalten beobachten, dass vorn der Knochen perichondral dem Knorpel aufliegt (Taf. III, Fig. 8) ohne eine Spur von trennendem Bindegewebe; wenige Schnitte weiter tritt zwischen Knochen und Knorpel eine dünne Schicht Bindegewebe (Taf. III, Fig. 9) mit wenigen kleinen Zellen auf; nach hinten zu wird sie immer mächtiger.

Am Hinterrande des Dentale tritt zwischen diesem und dem Knorpel das Articulare[1]) auf. Es ist vorn überall durch eine dünne Schicht kleiner länglicher Bindegewebszellen vom Dentale und Knorpel getrennt. Diese Zellen lagern sich theilweise wie dem Dentale so auch dem Articulare eng an und sind dann wohl als Osteoblasten zu deuten. Das Articulare entsendet am Gelenkkopf des Unterkiefers einen horizontalen Knochenfortsatz in denselben; es ist hier die Grenze des Knorpels gegen das Bindegewebe sehr undeutlich, so dass es nicht ausgeschlossen ist, dass man die Lage des *Articulare* hier als perichondral bezeichnen kann. An der unteren Fläche des Gelenkkopfes bemerkt man ein kleines Knochenplättchen, durch eine dicke Schicht Bindegewebe vom Knorpel getrennt. Seine Lage entspricht der des Angulare.

2) Palatoquadratknorpel.

Das Palatinum, dem wie oben beschrieben eine lebhafte Zahnbildung vorausging, hat vorn den Knorpel rings umwachsen, nach hinten zu umgreift es rinnenförmig nur die untere Seite. Der Knochen liegt perichondral. Auf seiner ganzen Länge trägt

[1]) Ich beziehe mich hier auf die Huxleysche Bezeichnung. Ob das Articulare der Teleostier dem Knochen gleichen Namens bei den Amphibien u. s. w. homolog ist, soll hier unerörtert bleiben.

er Zähne und Zahnanlagen. Man könnte hier einwerfen, dass die perichondrale Knochenscheide, welche den Knorpel umfasst, ohne Zusammenhang mit den Zahnanlagen entstanden ist und sich nachträglich mit den Cementplatten der Schleimhautzähnchen vereinigt hat. Auf dem ersten Stadium waren nur die letzteren vorhanden, auf dem zweiten (Zwischenstadien von 12—17 mm. standen mir leider nicht zur Verfügung) finden wir das eben geschilderte Verhalten. Es muss somit unentschieden bleiben, ob die perichondrale Knochenscheide des Palatinumknorpel von Schleimhautzähnchen abzuleiten ist, wenn auch manche Schnitte für die Deckknochennatur derselben sprechen. (Dasselbe trifft für das *Dentale,* wo allerdings die nach hinten zu nicht perichondrale Lagerung ein wichtiges Argument gegen den eben erwähnten Einwurf abgiebt.) Während ich am Pterygoid keinen Knochen bemerken konnte, ist der Quadratknorpel von einer dütenförmigen Knochenscheide, dem Quadratum, perichondral umgeben.

3) Hyomandibularbogen.

Hyomandibulare und Symplecticum finden sich als perichondrale Knochenanlagen. Das Operculare liegt mitten im Gewebe der Kiemendeckelfalte, ebenso das Suboperculare; beider Form ist wie beim erwachsenen Hecht.

4) Hyoidbogen.

Hypohyale. Basihyale. Ceratohyale sind perichondral angelegt (Taf. IV, Fig. 6). Während die 4 Kiemenbogen Zähne tragen, finden sich solche auf dem Hyoidbogen, der ersteren unzweifelhaft homodynam ist, weder beim Hecht noch bei anderen Fischen. Sollten nicht die Radii branchiostegi umgewandelten Zähnen oder Zahngruppen entsprechen, wie so viele Hautstacheln der Fische nach O. Hertwigs Untersuchungen von Hautzähnen abzuleiten sind. Ihre Entstehungsweise entspricht völlig der der Kiemenbogenzähnchen, beide entstehen zuerst am oberen Ende und von da abwärts nach der Copula zu. Ausserdem lässt sich kein Grund für das gänzliche Fehlen der Zähne auf diesem Visceralbogen finden, wenn sie sich nicht einer anderen Function angepasst hätten.

Das Linguale, das als Bindegewebsknochen entstand, erhält später, wie Querschnitte zeigen, einen Zahnbesatz. Die Copulae der Kiemenbogen werden perichondral von Knochen umwachsen. An den

5) Kiemenbogen

sind 2 Verknöcherungen auseinander zu halten. Erstens werden

dieselben, wie oben gezeigt wurde, mit kleinen zahntragenden Platten bedeckt, die in zwei Reihen auf jedem Bogen stehen. Darunter befindet sich zweitens ein perichondraler Knochen um den ganzen Kiemenbogen (Taf. III, Fig. 3). Beide Verknöcherungen verschmelzen nicht mit einander, sondern sind selbst bei Exemplaren von 1 m. Länge vollständig getrennt.

6) Wirbelsäule.

Der perichordale Knorpel ist bis auf das vordere Chordaende von einem ziemlich dicken Knochenring umgeben. Die eigenthümlich kreuzförmige Verknöcherung des Knorpelringes der Wirbelsäule ist bekannt. Die oberen und unteren Bogen tragen einen dünnen perichondralen Knochenbeleg, der sich an der Spitze der Dornfortsätze wie der Haemapophysen über den Knorpel hinaus in einen dünnen runzligen Knochenfaden auszieht.

Es mögen hier noch einige Worte Platz finden über eine Beobachtung die zwar der Entwicklung des Frontale angehört, deren Behandlung an jener Stelle mir aber nicht thunlich erschien:

Wie bekannt, sind in das *Frontale* wie in verschiedene andere oberflächliche Knochen des Hechtschädels (z. B. das *Dentale*) Schleimcanäle eingebettet, jene eigenthümlichen Sinnesorgane der Fische und Amphibienlarven. Sie stellen im *Frontale* eine Anzahl Röhren dar, die von einem Punkte ausstrahlend mit 4 Oeffnungen ausmünden. Vrolick[1]) hält in seiner Abhandlung für die einzige Antwort auf die Frage nach der Function des *Frontale,* „dass es dazu da sei um die Schleimcanäle zu beschützen". Halten wir diese Antwort für richtig, so drängt sich sofort die Frage auf: müsste nicht dann auch das *Dentale* (welches auch Schleimcanäle enthält) die Haupt-Function haben, diesen Canälen Schutz zu bieten? — Eine Annahme, welche sich wohl nicht vertheidigen lässt. Ausserdem spricht die Entwicklungsgeschichte gegen Vrolick's Ansicht: Auf dem zuletzt beschriebenen Stadium findet die erste Anlage der Schleimcanäle statt. Hervorzuheben ist, dass das Frontale schon in seiner ganzen Länge angelegt ist, wenn die Schädelkapsel dorsal noch völlig offen ist und ehe die Schleimcanäle über demselben sich bilden. Die Entwicklung derselben beginnt an der Stelle wo später im Frontale die einzelnen Canäle zusammenlaufen und schreitet von hier centrifugal fort. Man kann daher auf günstigen Schnittserien die

---

[1]) Vrolick l. c.

Entwicklung des Canales und die Umwachsung desselben von dem darunter liegenden *Frontale* aus, deutlich verfolgen. Es geschieht dies in folgender Weise: Zuerst bemerkt man eine Verdickung des Epithels, oder besser ein Längerwerden der betreffenden Epithelzellen, die zum Sinnesepithel werden. Sie wuchern darauf in die Tiefe in Form eines Dreieckes wie Taf. IV, Fig. 13 zeigt. Weitere Epithelzellen wachsen nach unten, sodass zuletzt eine nach oben noch offene Rinne entsteht, die sich aus langen cylindrischen Zellen zusammensetzt. Um diese Zeit bemerkt man auf dem darunter liegenden *Frontale* zwei kleine senkrecht stehende Knochenfortsätze (Taf. IV, Fig. 14). Dieselben wachsen nun nach oben, biegen dort um und vereinigen sich über dem inzwischen geschlossenen Canal. Den beiden nach oben gewachsenen Knochenstreifen liegen ebenfalls die schon mehrfach erwähnten Osteoblasten an.

Mit der eben geschilderten Entwicklungsweise der Schleimcanäle lässt sich Vrolicks Ansicht über die Function und die Entstehung des *Frontale* schwer vereinigen. Wohl ist es eine Function desselben die Schleimcanäle zu beschützen, doch ist dieselbe secundärer Art, wie sich auch das *Dentale* dieser Nebenfunction angepasst hat. Die ursächlichen Momente für die Entstehung der Deckknochen sind wo anders zu suchen.

Beobachtungen

über

einige andere Knochenfische.

Um die am Hechtschädel gemachten Beobachtungen, die Anlage der Deckknochen betreffend, zu vervollständigen, untersuchte ich auch die Schädel einiger anderen Fische auf diesen Punkt. Leider konnte ich erst sehr spät zu diesen Untersuchungen kommen, zu einer Zeit, wo die Winterlaichfische schon ziemlich weit entwickelt waren. Ich musste mich daher mit Spiritusmaterial begnügen, das ich der Güte des Directors der Fischzuchtanstalt in Zwätzen, Herrn Amtmann Gräfe verdanke [1]); und zwar erhielt ich Forellen von 12 mm., deutsche Lachse von 23 mm. und cali-

[1]) Herr Amtmann Gräfe hat überhaupt in der liebenswürdigsten Weise mir zum grössten Theil meines Untersuchungsmaterials verholfen, so dass ich nicht verfehle ihm auch noch hier meinen herzlichsten Dank dafür auszusprechen.

fornische Lachse von 14 mm., sowie eine Anzahl lebender Aale von 92 mm.

Die Untersuchung des Spiritusmaterial bot viele Schwierigkeiten, da es durch die Conservirung völlig undurchsichtig war. Spärliche Einwirkung von Kalilauge hellte nicht auf und stärkere zerstörte leicht die Gewebe. Es gelang mir aber doch nach einiger Uebung leidliche Präparate herzustellen. An ihnen wurde Folgendes beobachtet:

1) Forelle.

Die Embryonen waren 12 mm. lang, der Dottersack sehr gross.

Es waren in der Mundhöhle folgende Zähnchen entwickelt: Beiderseits am Unterkiefer 3, auf der Zunge 2, Vomer 2, Maxillare je 3. Pharyngaea inf. und sup. je 3—5.

Was zuerst die Form der Zähne betrifft, so war sie etwas stumpfer als die der Hechtzähne. Sie waren nur etwa zur Hälfte verkalkt mit Ausnahme der Pharyngaea, welche vollständig ausgebildet einem zelligen Cementplättchen aufsassen. Die 3 Zahnspitzchen des Unterkiefers, wie der Maxilla befanden sich aber (Taf. IV, Fig. 9) oberhalb eines Knochenstabes, der in seiner Gestalt jenem glich, der im Maxillare des Hechtes ohne Zahnanlage entstand. Es geht daraus hervor, dass bei der Forelle der Cementtheil der Unterkieferzähnchen verschmilzt, ehe noch die Zahnspitzchen sich mit ihm vereinigt haben und dass zweitens bei der Anlage des Maxillare und Linguale hier eine Zahnbildung vorausgeht, die wir beim Hecht nicht beobachten konnten.

2) Californischer Lachs.

Die Embryonen (aus Eiern gezüchtet, welche von Californien importirt sind) waren 14 mm. lang, von sehr kräftigem Körperbau mit grossem Dottersack, der eine zweite Ausstülpung trug.

Der Zahnbesatz der Mundhöhle war folgender: Unterkiefer je 3 (einem Knochenstab aufsitzend wie bei der Forelle), Zunge 2, *Maxillare* je 3 (ebenfalls auf einem Knochenstab), *Intermaxillare* je 1 (einem kleinen Knochenstreifchen anliegend). Im ganzen Habitus des Schädels wie des Zahnbesatzes kennzeichnet sich die nahe Verwandtschaft zur Forelle.

3) Deutscher Lachs.

Die Embryonen sind 23 mm. lang, tragen aber noch einen grossen, wie beim vorigen gebildeten Dottersack.

Bei diesen Lachsen war die eigentliche Knochenbildung schon soweit vorgeschritten, dass dieses Stadium nur Wahrscheinlichkeitschlüsse machen lässt auf die Art der Entstehung der einzelnen Knochen; ich nehme vorläufig an, dass sie wie bei den beiden vorher beschriebenen nahe verwandten Fischen ist.

Das *Dentale* (Taf. IV, Fig. 4), ein grosses Knochenstück, trug je 15—20 grosse Zähne, die den Schleimhautzähnchen der Forelle in ihrer Form sehr ähnelten. Die Zunge trug 8 Zähne, deren Basalplatten unverschmolzen waren. *Intermaxillare* mit je 5 auf dem Knochen aufgewachsenen und 4 jüngeren freien Zähnen. Das *Maxillare* zeigte sich bedeckt mit je 8 Zähnen von höchst eigenthümlich niedergedrückter flacher Form, oben in einem Knöpfchen endend, daneben eine Anzahl Zahnspitzen, die schon dieselbe Form hatten. Die kleinen *Palatina* zeigten je 3 unverwachsene Zähne. Der *Vomer* 5 Paar dergleichen. Die *Pharyngaea* trugen je 10—12.

4) Aal.

Die jungen Aale, die der Thüringer Fischereiverein aus der Normandie hat kommen lassen und von denen mir eine Anzahl liebenswürdigst überlassen wurde, zeigten sich für meine Zwecke, wenigstens was die Anlage von Schleimhautzähnchen betrifft, weniger günstig. Sie waren 80—90 mm. lang und die jüngsten ergaben folgendes Resultat:

Palatina und *Dentalia* sind mit grossen Zähnen besetzt, die im grossen Ganzen denen des Hechtes gleichen. Sie sitzen auf einer ziemlich dicken Knochenlamelle auf, auf welcher man auch die Spuren von abgefallenen Zähnen zu bemerken glaubt. Der *Vomer* trägt keine Zähne, dagegen die eben erwähnten Spuren eines früheren Zahnbesatzes.

II. Theil.

Schlüsse und Folgerungen.

Im vorhergehenden Theile habe ich zwar möglichst zu vermeiden gesucht, allgemeinere Folgerungen aus den von mir gemachten Beobachtungen bei Gelegenheit ihrer Beschreibung zu ziehen. Immerhin musste ich an manchen Stellen den einen oder anderen Gedanken andeuten, um das Augenmerk auf die mir wichtigsten Punkte zu lenken und die Bedeutung derselben für das allgemeinere Verständniss des Knochenbildungsprocesses hervorzuheben; ausserdem würde wohl eine blosse Beschreibung der auf einander folgenden Entwicklungsstadien nur wenig dem Gange meiner Untersuchungen entsprochen haben, die ich stets anstellte, theils um eine Grundlage für allgemeinere Folgerungen zu gewinnen, theils um die letzteren zu verbessern oder zu ergänzen.

Doch genügen die wenigen Bemerkuugen, die dem ersten Theil meiner Arbeit eingestreut sind, nicht, um ein einheitliches Bild, der Deckknochenentwicklung beim Hechte sich entwerfen zu können, besonders da einige dunkele Punkte durch die Beobachtungen an den anderen Fischen beleuchtet und geklärt wurden. Ich lasse daher dem ersten Theil der „Beobachtungen“ einen zweiten Theil der „Schlüsse und Folgerungen“ sich anschliessen, um in systematischer Folge meine Beobachtungen nochmals vorbeiziehen zu lassen mit specieller Berücksichtigung der daraus zu ziehenden Schlüsse. Ich hoffe, dass man es mir nicht verargt, wenn ich zum Schluss auch in Kürze auf das Verhältniss der primären und secundären Knochenbildung gekommen bin, die perichondralen Knochen leiteten mich darauf hin. Und wenn ich auch überzeugt bin, dass zur Lösung dieser Frage andere Männer berufen sind, so dürften doch vielleicht hierzu einige neue Gesichtspunkte nicht ohne Werth sein.

Die Entstehung der Deckknochen fasst Oscar Hertwig in seinem „Zahnsystem der Amphibien“ folgendermassen zusammen: *(Alle Deckknochen) sind im ganzen Wirbelthierstamm phylogenetisch durch Verschmelzung von Zähnchen entstanden. Dieser Entwicklungsmodus wird in der Ontogenie der unteren Wirbelthierclassen zum Theil noch recapitulirt; in der Ontogenie der höheren*

Wirbelthierclassen dagegen ist er durchgehends abgekürzt, indem Knochen auf directem Wege in der Schleimhaut sich bilden.

Es fragt sich nun: in wiefern lässt sich die Deckknochenbildung beim Hecht in vorstehendes Schema einreihen?

Wir fanden, dass Palatinum, Dentale und einige andere Knochen aus der Verschmelzung von Zähnchen entstanden. Diese Zähnchen bildeten sich in der gleichen Weise, wie die Placoidschuppen der Selachier. Was ihre Gestalt betrifft, waren sie denselben höchst ähnlich; wie diese bestanden sie aus einem hohlen Dentinkegel, der einem Cement(Knochen)plättchen aufsitzt und dessen Spitze von einem zarten Schmelzkäppchen bedeckt ist. Wir können somit aussprechen:

Die Zähnchen, welche beim Hecht der Entwicklung einer Anzahl Knochen vorausgehen, sind den Placoidschuppen der Selachier homolog.

Wir beobachteten weiter, dass die Basalstückchen der betreffenden Zähne sich vergrösserten und mit den ihnen benachbarten verschmolzen; dass dadurch eine Cementplatte entstand, welche dem betreffenden Deckknochen entspricht. Schon aus der Vergleichung dieser Beobachtung mit der vorigen konnte, dem biogenetischen Grundgesetz folgend, der Schluss gezogen werden:

Eine Anzahl Schädelknochen des Hechtes sind phylogenetisch aus der Verschmelzung von Schleimhautzähnchen entstanden.

Zur Gewissheit wird diese Annahme, wenn wir die hier gemachten Funde mit den Beobachtungen vergleichen, die O. Hertwig in seinen öfters citirten Abhandlungen bei Selachiern, Ganoiden und Amphibien gemacht hat. Aber noch eine andere Thatsache konnten wir bei der Entwicklung des Hechtschädels beobachten: dass eine gewisse Unabhängigkeit besteht zwischen der definitiven Ausbildung des Zahnspitzchens und des Zahnsockels. Denn:

1) Die Verkalkung des Zahnsockels (Cements) beginnt zu einer Zeit, wo das Zahnspitzchen erst zur Hälfte abgeschieden ist, also nicht als Fortsetzung des ersteren.

2) Die grosse Mehrzahl der Zähne sind mit ihrem Knochenplättchen nicht verschmolzen, sondern gelenkig mit demselben verbunden.

3) Bilden viele Zahnanlagen (Pharyngaea, Kiemenbogen, Palatinum) keinen besonderen Cementtheil, sondern vereinigen sich mit dem Cementplättchen schon fertiger Zähne.

4) Bei der Entwicklung des Vomer werden anfangs an der Spitze Zähne angelegt; später aber wächst das verschmolzene Basalstück derselben an seinem hinteren Ende weiter und bildet den Vomerknochen, ohne dass dabei Zahnanlagen zu beobachten wären. Der Zahnbesatz des Vomer bildet sich vielmehr viel später.

5) Entwickelt sich das Linguale und das Maxillare des Hechtes ohne vorausgegangene Zahnbildung, während beide Knochen bei den nahe verwandten Lachs und Forelle in der ursprünglichen (phylogenetisch älteren) Weise aus Verschmelzung von Zähnchen entstehen [1]).

Auf Grund dieser Beobachtungen kommen wir zu dem oben angeführten Schluss:

Es besteht eine gewisse Unabhängigkeit zwischen der Zahnbildung und der Knochenanlage. (Es braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass dieses Verhalten ein cenogenetisches ist, und dass ursprünglich — wie jetzt noch bei den Selachiern — beide Processe in engstem Zusammenhang standen).

Hierdurch haben wir den Schlüssel gewonnen für die Erklärung einer Anzahl Knochen, welche beim Hecht ohne vorausgegangene Zahnbildung entstehen. Es sind dieses: Maxillare, Jugale, Frontale, Parietale, Nasale und Parasphenoid. Indem wir die Anlage dieser Knochen untersuchten, fanden wir, dass sie

1) in derselben Bindegewebsschicht entstehen, in der sich die Cementplatten der Zähnchen bilden,
2) ihre Entstehungs- und Wachsthumsweise die gleichen Bilder ergiebt, wie diejenige der echten Zahnknochen,
3) dass einige dieser Knochen bei nahe verwandten Fischen (Lachs und Forelle) durch Zähnchen vorgebildet werden.

Wir kommen somit zu dem Schlusse:

Maxillare, Jugale, Frontale, Nasale, Parietale und Parasphenoid sind, obgleich nicht aus der Verschmelzung von Zähnchen ontogenetisch entstehend, echte Deckknochen und von Zahnplatten abzuleiten.

---

[1]) Wenn die Erklärung dieser Erscheinung beim Maxillare auch keine Schwierigkeiten bietet, da dasselbe beim Lachs auch später Zähne trägt, beim Hechte aber nicht, so ist doch das Verhältniss in der Entwicklung des Linguale eine schwer zu begreifende Thatsache; denn das Linguale des Lachses, der im Ganzen eine geringere Bezahnung der Mundhöhle aufweist, entsteht aus Zähnchen, das des Hechtes dagegen, das später ganz mit Zähnen bedeckt ist, entwickelt sich direct, ohne dass vorher Zahnanlagen sich gebildet hätten.

Diesen Schluss auch auf Frontale und Parietale auszudehnen bestimmen ganz besonders noch die vergleichend anatomischen Untersuchungen von Huxley, Gegenbaur und O. Hertwig, sowie die Beobachtung, dass wie Leydig[1]) an Polypterus bichir gefunden hat, auch beim Hecht auf meinem zweiten Stadium eine pigmentirte Zellschicht unter diesen Knochen sich findet. Dagegen ist die Meinung Vrolicks, der das Frontale entstehen lässt als Schutzorgan der Schleimcanäle, von diesen in gewissem Sinne bedingt, nicht wahrscheinlich, da die Schleimcanäle am Kopf auch in andere Knochen (Dentale) eingebettet sind, die unbestritten eine ganz andere Hauptfunction haben, und da sie zweitens angelegt werden zu einer Zeit, wo das Frontale schon völlig ausgebildet ist.

Im Gegensatz zu den oben beschriebenen echten Zahnknochen, die beim Hechte in ihrer Entstehungsweise die phylogenetische Entwicklung recapituliren und die ich daher Cementknochen nannte (weil sie aus den Cementstückchen einzelner Zähne verschmelzen), nenne ich die zuletzt behandelten Knochen, Bindegewebsknochen, da sie direct in dem Bindegewebe der Schleimhaut entstehen.

Ich habe schon im ersten Theile meiner Arbeit beide Namen angewandt, um Weitschweifigkeiten zu vermeiden. Eine Unterscheidung beider Entwicklungsprocesse auch im Namen schien schon O. Hertwig[2]) räthlich, weil sie zwei verschiedenen phylogenetischen Stadien in der Deckknochenentwicklung entsprechen. O. Hertwig bezeichnet beide Processe der Knochenbildung als primär und secundär. Während diese Bezeichnung leicht zu Missverständnissen führen kann, da beide Worte für Haut- resp. Knorpelknochen allgemein in Gebrauch sind, wird dieses durch die Worte Cementknochen, Bindegewebsknochen vermieden und zugleich im Namen die Entstehungsweise ausgedrückt. Eine strenge Trennung beider Entwicklungsarten stösst allerdings schon beim Hecht auf Schwierigkeiten, wie uns das Beispiel des Vomer zeigt, der halb als Cement-, halb als Bindegewebsknochen entsteht. Immerhin dürften bei osteogenetischen Arbeiten diese Bezeichnungen von Werth sein und die Uebersicht erleichtern.

Eine dritte Art von Knochen nannte ich oben Perichondral-

---

[1]) Leydig, Histolog. Bemerkungen über Polypterus bichir. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Bd. V.

[2]) O. Hertwig, Zahnsystem d. Amph. S. 158.

knochen und definirte sie, dem allgemeinen Brauche folgend, als *Knochen, welche ohne trennende Bindegewebsschichten dem Knorpel aufliegen.* Vrolick[1]) hat in seiner eingehenden Arbeit über die Verknöcherung angenommen, dass das Wort perichondral sich mit dem von ihm gebildeten „perichondrostotisch" decke und hat, ohne die Entwicklungsgeschichte und feinere histologische Schnitte zu Rathe zu ziehen, das Frontale mit dem Occipitale und anderen Verknöcherungen des Primordialcraniums in eine Gruppe vereinigt.

Indem er hierdurch die Grenze zwischen „perichondrostotischen" und „enchondrostotischen" Knochen verwischt sah, kam er zu seinen Schlüssen über die Einheit beider Knochenbildungsprocesse und stellte sogar den Satz auf, dass seine beiden Namen „nur das Massenverhältniss von Knochen zum Knorpelgewebe bezeichnen". Es will mir scheinen, dass diese Ansicht und diese Definition ein rein formales Princip enthalte, welches zur Lösung der Knochenbildungsfrage nicht helfen kann. Derselbe Knochen würde darnach in der Ontogenie ursprünglich „perichondrostotisch" sein und später „enchondrostotisch" werden können, sobald er an Grösse zunimmt und beginnt in das Knorpelgewebe einzudringen und dasselbe zu ersetzen, dann aber wäre eine solche Unterscheidung ohne Werth. Zweitens ist in dieser Definition der früher geltende Gedanke enthalten, dass der Knochen und die Knochenbildung stets in enger Beziehung stehe zum Knorpel. So lange man die Bildungsweise der Deckknochen nicht kannte, war eine solche Annahme begründet (und die hierauf bezüglichen Arbeiten O. Hertwigs erschienen *nach* Vrolicks Abhandlung), wenn sie auch viele Schwierigkeiten ungelöst liess (z. B. die Entstehung des Frontale auf der noch nicht geschlossenen Schädelkapsel, also ohne Contact mit dem Knorpel).

Seitdem aber O. Hertwig in seinen oft angeführten Werken gezeigt hat: wie die Deckknochen in der äusseren Haut entstehen, wie sie Bildungen den Ursprung verdanken, die einst eine andere Function hatten und nur allmälich zu Knochenbildnern wurden, sind mit einem Schlage jene Schwierigkeiten gehoben. Es braucht uns nicht Wunder zu nehmen, dass bei der Entwicklung des Dentale die Zähne früher da sind, als der sie später tragende Knochen, dass das Frontale oberflächlich entsteht und ursprünglich an seiner Unterseite noch Pigment abgelagert ist, dass es entsteht an einer Stelle wo sich noch kein Knorpel befindet.

[1]) Vrolick l. c.

Nun ist jetzt die Hauptfrage: Sind alle Knochenbildungsprocesse von der Hautknochenentwicklung abzuleiten und giebt es Thatsachen, welche die Bildung der „Hautknochen“ mit der der „Knorpelknochen“[1]) verknüpfen?

Ich muss gestehen, dass ich mich gefreut hätte, wenn es mir gelungen wäre, diesen Nachweis, den Gegenbaur[2]) an der Clavicula vergleichend anatomisch geführt hat, auch bei den Knochenfischen entwicklungsgeschichtlich zu finden und so vielleicht einen Beitrag zur Lösung der Streitfrage zu liefern; dagegen fand ich bei meinen Untersuchungen Verschiedenes, das sich mit jener Ansicht nicht in Einklang bringen lässt, ob auch Manches dafür zu sprechen scheint. Vor allem ist es der merkwürdige Befund, den das Dentale des zweiten Stadium erkennen lässt; wie derselbe Knochen an einer Stelle perichondral dem Knorpel aufliegt und gleich daneben durch Bindegewebe von ihm getrennt ist. Es lässt sich wohl kein besserer Beweis für die Richtigkeit der Gegenbaurschen Ansicht finden. Wenn wir aber berücksichtigen, dass der Knorpel durch das Knochengewebe keineswegs resorbirt wird, vielmehr weiter wächst und bei einem Hechte von 1 M. Länge einen Durchmesser von 2 Mm. besitzt, dass er hierbei die ihn umgebende ziemlich dicke Knochenscheide auseinander drängen muss, so wird man zu der Annahme gedrängt, dass hier keine enge Beziehung zwischen Knorpel und Knochen bestehe. Dasselbe findet statt am Hyoidbogen, wo auch der Knorpel, trotzdem er in der 3. Woche von einer perichondralen Knochenscheide umgeben wird, bis zum Alter des Hechtes weiter wächst und schliesslich die Dicke von einigen Millimetern erreicht. (Es muss hier erwähnt werden, dass es unentschieden ist, ob der Knochenbeleg des Hyoidbogens zu den Haut- oder Knorpelknochen gehört. Ge-

---

[1]) Da die Worte primär und secundär zu den grössten Missverständnissen führen können, je nachdem man sie im histologischen oder historischen Sinne auffasst, so wähle ich hier die Worte Hautknochen und Knorpelknochen. Während ersteres für secundär allgemein in Gebrauch ist, hat man für primär kein entsprechendes deutsches Wort. Nach Analogie von Hautknochen ist Knorpelknochen wohl ein geeigneter Ausdruck, und wenn dieses Wort auch früher in anderem Sinne gebraucht worden war, so ist es doch als solches veraltet und wird in dem hier gebrauchten Sinne wohl kaum Missverständnisse entstehen lassen.

[2]) Gegenbaur, Unters. z. vergl. Anat. d. Wirbelth. II.

hört er zu den letzteren und fasst man (s. o.) die Radii branchiostegi als homologe Gebilde der Deckknochen auf, so giebt allerdings die Unabhängigkeit des Knorpelwachsthums vom Knochen ein Argument für Gegenbaurs Ansicht ab und spricht gegen die hier vorgetragene Meinung von der Verschiedenheit der perichondralen Verknöcherungen.) Sodann beobachtet man auf Querschnitten durch solche Perichondralknochen verschiedenen Alters immer, dass sich der Knochen gegen den Knorpel hin mit einer geraden Linie abgrenzt, dagegen nach aussen, nach dem umgebenden Gewebe zu löcherig wird und mit Zacken und Vorsprüngen endigt. Das Wachsthum des betreffenden Knochens kann daher hier nicht gegen den Knorpel hin erfolgen. Anders ist es bei denjenigen Knochenanlagen, die wir zwar auch im Perichondrium entstehen sahen, die dann aber den Knorpel resorbiren und ersetzen. So zeigt ein Schnitt durch das Hyomandibulare eines halbjährigen Hechtes, dass sich zwischen Knorpel und Knochen eine Zone befindet, wo beide Gewebe mit Zacken und Wülsten ineinandergreifen und der Knochen auf Kosten des Knorpels nach innen wächst. Ich glaube, dass diese beiden Arten des centrifugalen und centripetalen Knochenwachsthums nicht verschiedene Entwicklungsstadien desselben Processes sind, und vor der Hand an der Trennung von Haut- und Knorpelknochen festgehalten werden muss. Erinnern wir uns noch an das eigenthümliche Verhalten der Kiemenbogen: hier finden wir um den Knorpelstab eine perichondrale Knochenscheide, oberhalb derselben durch Bindegewebe weit getrennt, liegen echte Hautknochen deren Entwicklungsweise aus Schleimhautzähnchen typisch genannt werden kann. Beide Verknöcherungen treten nie in nähere Verbindung, und wenn man den Kiemenbogen eines Hechtes von 1 M. Länge in heisses Wasser bringt, so fallen diese Hautossificationen, die ihn in zwei Reihen bedecken, sofort ab. Sofern beide Knochenbildungsprocesse wirklich homolog wären, würden diese Knochenanlagen gewiss verschmolzen sein, das aber ist, wie gesagt, nicht der Fall.

Es mag sein, dass die Teleostier, die in so mancher Hinsicht eine Ausnahmestellung in der Wirbelthierreihe haben, deren Knochen keine Knochenkörperchen besitzen, deren Oviducte nach Mac Leods[1]) Untersuchungen denen der anderen Wirbelthiere

[1]) Archiv d. Biologie 1882.

nicht homolog sind, auch in Bezug auf Knochenbildung eine Ausnahme machen, dass vielleicht gerade der Hecht ein ungünstiges Object für osteogenetische Untersuchungen ist — Beobachtungen an anderen Knochenfischen mögen das entscheiden; jedenfalls lassen vorstehende Funde nur den Schluss machen, dass Haut- und Knorpelknochen zweierlei ist, dass ihre Grenzen zwar verwischt, aber beide nicht auseinander herzuleiten sind.

Indem wir das über die Perichondralknochen Gesagte zusammenfassen, kommen wir zu folgendem Schluss: Mit dem Namen „Perichondral" bezeichnet man zwei verschiedene Arten Knochen, einerseits solche, welche von Hautossificationen, d. h. von zahntragenden Platten abzuleiten sind. Solche Knochen können im Laufe der Zeiten in die Tiefe rücken und dem Knorpel sich auflagern, sie treten aber in keinen engern Zusammenhang mit dem letzteren und beeinflussen dessen Wachsthum nicht. Die anderen entstehen in engster Beziehung zum Knorpel, wachsen centripetal in denselben hinein und setzen sich an dessen Stelle; sie gehören zu den sogenannten primären, besser Knorpelknochen. Am Hechtschädel finden sich beide Entwicklungsprocesse, Uebergänge von dem einen zu den anderen waren nicht zu beobachten.

Und somit würde als Resultat der vorstehenden Beobachtungen und Folgerungen etwa dieses zu sagen sein:

Am Hechtschädel finden wir Hautknochen und Knorpelknochen.

Die Haut- oder Deckknochen entwickeln sich

1) als Cementknochen, durch Verschmelzung der Cementplatten von Schleimhautzähnchen,
2) als Bindegewebsknochen im subcutanen Bindegewebe ohne vorhergegangene Zahnbildung,
3) als Perichondralknochen, wie die letzteren, aber in einer tieferen Schicht, dem Perichondrium anliegend.

Diese drei Entwicklungsweisen sind durch Uebergänge verbunden.

Dem biogenetischen Grundgesetz zufolge und unter Berücksichtigung der vergleichend entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Arbeiten von O. Hertwig bilden die obengenannten Knochenarten eine Stufenreihe, welche der phylogenetischen Entwicklung der Hautknochen entspricht.

Die Knorpelknochen des Hechtschädels entwickeln

sich auch vom Perichondrium aus, doch wachsen sie centripetal und resorbiren dabei das Knorpelgewebe. (Die Entstehung von Knochenkernen im Inneren des Knorpels, also enchondral wurde an den untersuchten Stadien nicht beobachtet.)

Schema der Verknöcherung:

Hautknochen	Cementknochen
	Bindegewebsknochen
	Perichondralknochen (centrifugal wachsend).
Knorpelknochen	perichondral (centripetal wachsend)
	enchondral.

Tafelerklärung.

Tafel III.

Fig. 1. Embryonaler Hechtschädel vom ersten Stadium (11 Mm. l.) nach einem Abpinselungspräparat. Die rechte Hälfte des Visceralskelettes ist der Deutlichkeit halber nicht gezeichnet. Vergr. 30.

Fig. 2. Querschnitt durch die Orbitalregion eines 11 Mm. langen Hechtes. Der Schnitt ist nicht ganz senkrecht zur Längsaxe geführt und zeigt auf der linken (weiter nach hinten liegenden) Seite die Articulation des Unterkiefers. Vergr. 30.

Fig. 3. Querschnitt durch die Labyrinthregion desselben Thieres. Auch dieser Schnitt zeigt zwei verschiedene Ebenen, die linke weiter hinten. Vergr. 30.

Fig. 4. Schädel 1 nach Durchschneidung des rechten Backens auseinandergebreitet und die obere wie die untere Fläche der Mundhöhle zeigend. Vergr. 30.

Fig. 5. Anlage des Parasphenoid vom Schnitt Fig. 2. Vergr. 550.

Fig. 6. Querschnitt durch dieselbe Ebene eines 22 Mm. langen Hechtes. Das Parasphenoid ist nach dem Ethmoidalknorpel zugewandert. Vergr. 550.

Fig. 7. Schädel eines Hechtes vom zweiten Stadium (22 Mm. l.) mit den Knochenanlagen. Auch hier ist das Visceralskelett der linken Seite nicht gezeichnet. Vergr. 30.

Fig. 8. Querschnitt durch den Unterkiefer eines Hechtes vom zweiten Stadium nahe dem Vorderende. Vergr. 280.

Fig. 9. Querschnitt desselben Unterkiefers wenige Schnitte weiter nach der Articulationsstelle zu. Vergr. 280.

Tafel IV.

Fig. 1. Drei Zahnanlagen auf verschiedenen Stadien. Rechts Beginn der Einstülpung, links vor der Abscheidung des Zahnes mitten ein Zahn im Durchbrechen begriffen, dem noch viele Odontoblasten anliegen, darunter das schon vom Knochen umwachsene Palatinum. Vergr. 280.

Fig. 2. Hechtschädel (zweites Stadium) längs durchschnitten. Zeigt das Verhältniss des Vomer zum Parasphenoid und das des Nasale zum Frontale. Das Visceralskelett ist entfernt. Vergr. 30.

Fig. 3. Querschnitt durch den Kiemenbogen eines Hechtes vom zweiten Stadium. Vergr. 280.

Fig. 4. Theil des Visceralskelettes vom jungen Lachs (von oben gesehen). Vergr. 30.

Fig. 5. Zähne auf verschiedener Entwicklungsstufe, sowie zahntragende Platten, *g*. *h* nach Behandlung mit verdünnter Essigsäure zur Sichtbarmachung des Schmelzes (blau). Das Dentin ist roth angedeutet. *g* ist ein Pharyngaeum der zweiten Woche, zwei Zahnanlagen haben sich mit dem gemeinsamen Cementstück noch nicht vereinigt, *h* ein Doppelzahn. Vergr. 550.

Fig. 6. Theil eines Schnittes durch den Hyoidbogen, zweites Stadium, mit perichondralem Knochenbeleg. Vergr. 280.

Fig. 7. Vorderende des Ethmoidale eines 11 Mm. langen Hechtes, die beiden Vomerzähne noch getrennt. Vergr. 280.

Fig. 8. Dasselbe in der zweiten Woche nach dem Ausschlüpfen. Die beiden Zahnplatten sind verschmolzen und wachsen selbstständig nach hinten. Vergr. 280.

Fig. 9. Maxillare der Forelle. Die Cementtheile der Zähnchen sind verschmolzen, bevor sie sich mit letzteren vereinigt haben. Vergr. 100.

Fig. 10. Theil eines Schnittes durch die Zunge eines 25 Mm. langen Hechtes. Der Lingualeknochen ist vollständig angelegt, während die Entwicklung eines Zahnes erst beginnt. Vergr. 280.

Fig. 11. Theil eines Schnittes durch die Ethmoidalregion (vorn) eines Hechtes von 25 Mm. zeigt den Vomer mit einem Zahn, darüber das Parasphenoid. Vergr. 280.

Fig. 12. Theil eines Schnittes durch die Insertionsstelle der Hyoidbogen an der Copula. Auf letzterer wie auf dem Hyale rechts Beginn der perichondralen Verknöcherung, welche links schon weiter vorgeschritten ist. Vergr. 200.

Fig. 13. Erste Anlage des Schleimcanals über dem Frontale. Vergr. 280.

Fig. 14. Der Schleimcanal ist weiter entwickelt und wird vom Frontale aus durch zwei Knochenlamellen umwachsen. Vergr. 550.

Erklärung der Zeichnungen.

Sämmtliche Zeichnungen sind direct nach der Natur entworfen. Die Dimensionen wurden mit dem Prisma fixirt. (Die den Figuren entsprechenden Objecte sind theils in Canadabalsam (Schnitte), theils in Glycerin conservirt.) Der Knorpel wurde überall in blauem Tone gehalten, Knochen meist roth. Die Richtungslinien nach Knorpeltheilen sind schwarz, die nach Knochenanlagen roth gezogen, ebenso sind die Abkürzungen in den entsprechenden Farben geschrieben.

Abkürzungen.

Au Gehörkapseln.
Ch Chorda.
H Hypophysis.

Knorpeltheile.

bhy Basihyale.
chy Ceratohyale.
co Copula.
eth Ethmoidale.
hm Hyomandibulare.
hy Hyoidbogen.
li Linguale.
mk Meckelscher Knorpel.
paqu Palatoquadratum.
qu Quadratum.
sthy Stylohyale.

Knochenanlagen.

ar Articulare.
bhy Basihyale.
co Copula.
de Dentale.
fr Frontale.
hhy Hypohyale.
hm Hyomandibulare.
ju Jugale.
li Linguale.
mx Maxilla.
na Nasale.
op Operculare.
p Parietale.
pa Palatinum.
ph. i, s. Pharyngaea inf., sup.
psph Parasphenoid.
pt Pterygoid.
qu Quadratum.
r. br Radii branchiostegi.
sy Symplecticum.
vo Vomer.

Untersuchungen

über den anatomischen und histologischen Bau der

Brachiopoda Testicardinia.

Von

Dr. J. F. van Bemmelen,

Assistent am zoologischen Laboratorium der Niederländischen Reichsuniversität zu Utrecht.

Hierzu Tafel V—IX.

Vorwort.

Die Anatomie der Brachiopoden ist mehrmals Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen, wie man aus der beigegebenen Zusammenstellung der darüber bestehenden Schriften sehen kann. Besonders Huxley und Hancock sind es, die sich darum verdient gemacht haben. Die Untersuchungen des letzteren kennzeichnen sich durch Genauigkeit und Umfang der Beobachtungen, während die zahlreichen dazugehörigen Bilder sehr schön und wahrheitsgetreu gezeichnet sind.

In anatomischer Hinsicht habe ich dann auch zu diesen Untersuchungen wenig hinzuzufügen. Anders gestaltet sich die Sache wenn auch die Histologie der Gewebe in Betracht gezogen wird. Hierüber hat Hancock nur kurze Notizen geliefert, und auch nur dürftige Zeichnungen angefertigt. Es war ja auch gar nicht seine Absicht über die histologische Beschaffenheit der Brachiopoden eingehende Untersuchungen anzustellen. Ausserdem waren die Hülfsmittel dazu in den fünfziger Jahren noch bei weitem nicht so vollkommen wie heute.

Auf diese Lücke in unseren Kenntnissen wurde meine Aufmerksamkeit von Prof. C. K. Hoffmann hingelenkt, und unter seiner Leitung fing ich im Leidener Laboratorium diese Unter-

suchungen an. Für seinen freundlichen Rath und Hülfe danke ich ihm ergebenst.

Eine Frage besonders ist es, welche Hancock gänzlich ungelöst gelassen hat: die nach dem feineren Bau der Geschlechtsorgane. Durch die Schrift der Gebrüder Hertwig: „die Cölomtheorie“, bekam diese Frage eine höhere Wichtigkeit. Es freute mich daher, im Stande zu sein den histologischen Bau der Brachiopoden an reichem und ziemlich gut conservirtem Material unter der Leitung von Prof. O. Hertwig selbst nachforschen zu können. Für die Hülfe, die er mir dabei zukommen liess, spreche ich hier öffentlich meinen Dank aus.

Das hier bezeichnete Material ist grösstentheils auf den zwei letzten Expeditionen des Niederländischen Schoners „Willem Barents“ bei Draggungen im Barentsmeere gesammelt, und mir von der königlichen zoologischen Gesellschaft „Natura Artis Magistra“ zu Amsterdam zur Untersuchung freundlichst anvertraut. Für dieses Zutrauen bin ich der Gesellschaft zu grossem Dank verpflichtet.

Die in diesen Sammlungen enthaltenen Arten waren Waldheimia cranium, Terebratulina caput-serpentis und Rhynchonella psittacea. Weiter standen mir zur Untersuchung einige Exemplare von Terebratula vitrea aus der zoologischen Station zu Neapel zu Gebot. Obwohl prachtvoll conservirt, waren diese Letzteren zur histologischen Untersuchung weniger geeignet wegen der grossen Zartheit ihrer Gewebe, welche sehr leicht Schrumpfungen hervorrief.

Von der ziemlich umfangreichen Literatur über den Bau der Brachiopoden sowie von den verschiedenen Ansichten betreffs der systematischen Stellung dieser Thiere habe ich eine chronologische Zusammenstellung an die Abhandlung hinzugefügt.

Geschichtlicher Rückblick.

Die ersten Beschreibungen von Brachiopodenschalen findet man bei Fabius Columna[1]) (1616) und Martin Lister (1678), welche sie Conchae anomiae nannten, statt welchen Namen schon 1696 Llhwyd[2]) die Bezeichnung Terebratula vorschlug. Lin-

[1]) Fabius Columna, De Purpura.
[2]) Llhwyd, Lithophyllacii Britanici Iconographia.

naeus aber führte 1768 den Namen Anomia wieder ein [1]), und ausserdem beschrieb er eine der Schalen Lingula's unter dem Namen Patella unguis, da er mit dem Bestehen einer zweiten Schale unbekannt war. In diesem Irrthum befanden sich auch Rumphe und Favanne, welche dadurch veranlasst wurden die Schale mit dem häutigen Gehäuserudiment von Limax zu vergleichen. Chemnitz war der Erste, der beide Schalen sah; nichtsdestoweniger nannte er das Thier Pinna unguis.

Die ersten guten Bilder der Terebratulidengehäuse und, was wichtiger ist, die ersten guten Beschreibungen der darin lebenden Thiere gab im Jahre 1766 Pallas [2]). Er gebraucht wie Linnaeus den alten Namen Anomia. Von Gründler [3]) wurde dann 1774 zum ersten Male eine gute Abbildung des Wohnthieres gegeben, und zwar einer Terebratulina caput-serpentis; während O. F. Müller [4]) 1781 eine Crania zeichnete, der er den Namen Patella anomala gab, welcher von Cuvier in Orbicula umgeändert wurde.

Poli [5]) bildete dasselbe Thier 1792 nochmals ab und nannte es Criopus.

Erst im Jahre 1789 bemerkte Bruguière [6]) die Uebereinstimmung zwischen Lingula und den Terebratuliden. Mit dem letzteren Namen bezeichnete er wiederum alle diejenigen Brachiopoden, deren eine Schale hinten durchbohrt ist, mit Anomia dagegen nur ein Lamellibranchiergeschlecht, das in seinen äusseren Formen einigen Brachiopoden so sehr ähnlich sieht, dass es von Linnaeus diesen zugerechnet worden war. Auch nach der von Bruguière gemachten Trennung wurde es stets als Uebergangsstufe zwischen Brachiopoden und Lamellibranchiern betrachtet.

Bruguière sah auch zum ersten Male den Stiel der Linguliden und verglich dieses Organ nicht nur dem viel kürzeren der Terebratuliden, sondern auch demjenigen der Lepadiden. Auch später sind die Cirripedien noch öfters als den Brachiopoden verwandt betrachtet. Lingula wurde von Bruguière zu einem

---

[1]) Linnaeus, Systema Naturae, 12te Auflage.
[2]) Pallas, Miscellanea Zoologica, 1766.
[3]) Gründler, Der Naturforscher, Bd. I u. II, 1774.
[4]) O. F. Müller, Zoologia Danica, 1781.
[5]) Poli, Testacea utriusque Siciliae, II, 1792.
[6]) Bruguière, Encyclopédie methodique, 1789.

eigenen Genus erhoben, das von Lamarck und Cuvier übernommen wurde.

Es war Cuvier, der zuerst den anatomischen Bau der die schon vielfach besprochenen Gehäuse bewohnenden Thiere erforschte. Seine Untersuchungen legte er in einer im Jahre 1797 erschienenen Abhandlung über die Anatomie von Lingula anatina (1) nieder. Sie führten ihn zu der Schlussfolgerung, dass zwischen Lingula und den gewöhnlichen Lamellibranchiern ein erheblicher Unterschied besteht. Desshalb erhebt er Lingula zu einer selbständigen Molluskengruppe, welcher er auch die Terebratuliden zuzählt, weil er trotz der mangelhaften ihm zu Dienste stehenden Beschreibungen dieser Thiere ihre Uebereinstimmung mit Lingula sehr richtig erkannt hatte. Als Merkmale dieser neuen Gruppe hebt er Folgende hervor: das Fehlen eines Kopfes und Fusses (im Sinne des Molluskenfusses); das Vorkommen zweier häutiger, mit fadenförmigen Anhängen besetzter und im Umkreise des Mundes eingepflanzter Arme; und die Lagerung der Kiemen in den Mantellamellen. Ausserdem aber weist er noch auf manche Unterschiede zwischen gewöhnlichen Bivalven und Lingula hin, wie auf den Mangel eines Schlossbandes zwischen den Schalen, die eigenthümliche Lage und die grössere Zahl der Muskeln und den einfachen Bau des Darmkanales bei Lingula.

Auch die Ausfuhrgänge der Geschlechtsprodukte fand er, deutete sie aber als seitliche Herzen, ein Irrthum, der erst 1854 von Huxley berichtigt wurde.

Erst im Jahre 1807 bekam die neue Cuvier'sche Gruppe von Duméril[1]) den Namen Brachiopoden, und unter diesem wurde sie von Lamarck[2]) in seine Abtheilung der Conchylifera monomyaria aufgenommen. Er vereinigt aber unter dem Namen Brachiopoden nicht nur die jetzt noch so genannten Thiere, sondern auch die Rudisten, obwohl schon Cuvier diese von den ersteren getrennt hatte.

1824 schlug de Blainville[3]) für die Cuvier'sche Ordnung den Namen Palliobranchia vor, welcher aber nicht zur allgemeinen Geltung gelangte, wahrscheinlich weil de Blainville selbst von seiner ersten Meinung, die Athmungsorgane seien im Mantel

---

1) Duméril, Traité élémentaire d'histoire naturelle, 1807.

2) Lamarck, Animaux sans vertèbres, 1818.

3) de Blainville, in „Dictionnaire des Sciences naturelles," T. XXXII, Seite 298.

zu suchen, wie Cuvier gesagt hatte, schon 1828 zurückkehrte[1]) und mit Pallas die Arme als die Stellen des Gasaustausches ansieht.

Die zweite anatomische Untersuchung der Brachiopoden, welche zur Oeffentlichkeit gelangte, ist die von Owen 1835 (2). Er untersuchte Waldheimia australis, weiter eine Art Discina (von ihm Orbicula genannt) und eine Lingula. Er betrachtet die Brachiopoden als eine Molluskengruppe, welche zwischen die Lamellibranchier und die damals noch zu den Weichthieren gezählten Tunicaten einzureihen sei. Mit den ersteren zeigen sie nach ihm eine auffallende Uebereinstimmung in der Natur und der Form der Schutzorgane. In einzelnen Hinsichten achtet er sie höher organisirt, so seien die Arme complicirter gebaut als die Lippenanhänge der Lamellibranchier, und in erster Linie stehe ihr Muskelsystem auf einer höheren Stufe der Entwicklung, da auch das Schliessen der Schalen durch Muskeln stattfindet. Zweitens vergleicht er die Brachiopoden mit den Tunicaten und findet eine Uebereinstimmung zwischen den Mantellamellen der ersteren und der Wand der Athemhöhle bei den letzteren, welche Theile nur der Form nach verschieden, aber in Lage und einfachem Baue gleich seien. Der Raum zwischen den beiden Mantelhälften der Brachiopoden könne seiner eigenthümlichen Form wegen nicht zum Herbeiführen der Nahrung nach dem Munde dienen, daher sich die Mundarme so stark entwickelt haben. Den Stiel der Brachiopoden finde man unter den Tunicaten bei Boltenia wieder.

Owen's Schlussfolgerung ist, dass in allen Hauptmerkmalen die Brachiopoden den Lamellibranchiern gleich seien, wesshalb sie nicht als eine selbständige Klasse betrachtet werden dürften, wie dies schon damals von Einzelnen behauptet zu sein scheint.

Nichtdestoweniger hat die vollkommene Symmetrie des Brachiopodenkörpers in Bezug auf eine durch die Mittellinie der beiden Schalen gelegte Ebene auf Owen wie es scheint solchen Eindruck gemacht, dass er, statt von linker und rechter Schale zu sprechen, wie es sich nach dem Lamellibranchiertypus gehörte, die Bezeichnungen durchbohrt und undurchbohrt vorzieht. Einmal selbst gebraucht er den Ausdruck „upper valve", und vom Darmkanale sprechend sagt er, dass er sich zuerst aufwärts, dann rechts wendet. Hier wurde ihm wahrscheinlich die Wahrheit zu mächtig,

---

[1]) de Blainville, in „Dictionnaire des Sciences naturelles," T. LIII, Seite 131.

denn diese Ausdrücke könnte er nur gebrauchen, wenn er sich das Thier mit den Schalen nach oben und unten gekehrt denkt.

1845 wurde die Anatomie Lingula's auf's Neue untersucht von Carl Vogt (7), der 1851 seine Meinungen über den Bau der Brachiopoden in seinen zoologischen Briefen darlegte. Durch den Satz, dass die Brachiopoden zu den Lamellibranchiern gehören, gebunden, versucht er's, ihren Bau mit dem Schema der zweiklappigen Muscheln gewaltsam in Uebereinstimmung zu bringen. Mit dem Stiel weiss er aber nichts anzufangen, denn nach seiner Deutung liegt dieses Organ an der Rücken-, statt an der Bauchseite, ist also dem Fusse der Lamellibranchier nicht gleichzustellen.

Die Meinungen Vogt's sind von den meisten damaligen Zoologen getheilt worden, z. B. von Deshayes und Agassiz, wiewohl viele, wie Owen, durch die merkwürdige Symmetrie des Brachiopodenkörpers in Zweifel versetzt zu sein scheinen. Wenigstens ärgert sich Vogt darüber, dass viele Forscher von Rücken- und Bauchschale sprechen, statt, wie es sich gehöre, von rechter und linker Schalenklappe.

Einer der Gründe, welche für die Verwandtschaft der Brachiopoden und Lamellibranchier zu sprechen schienen, war die äussere Uebereinstimmung zwischen einzelnen Formen der Ersteren und dem Geschlechte Anomia unter den Letzteren, mit welchem schon Pallas und Linnaeus die Brachiopoden verwirrt hatten. Aber schon 1847 erhob Steenstrup (10) gegen diese Vergleichung Wiederspruch und zeigte, dass Anomia nur in untergeordneten Sachen sich von den übrigen Lamellibranchiern abweichend verhält, die Brachiopoden dagegen so sehr von ihnen verschieden seien, dass sie mit ihnen und mit Mollusken überhaupt nicht verwandt sein könnten.

1848 sprach er sich nochmals in diesem Sinne aus und machte die kühne Behauptung, dass die Brachiopoden den Anneliden und unter diesen Serpula am nächsten stehen.

Die Ansichten Steenstrup's scheinen nicht in weiten Kreisen bekannt geworden zu sein, obwohl er wie Morse (42) erwähnt, scharfe Angriffe darüber zu erleiden gehabt hat. Wahrscheinlich haben die meisten späteren Schriftsteller seine Abhandlungen darum nicht gekannt, weil dieselben in dänischer Sprache verfasst sind. Von der Weise, wie die Meinungen Steenstrup's und die damit gänzlich übereinstimmenden Morse's bekämpft wurden, findet man ein Beispiel in einer Aeusserung Verril's, übernommen von David-

son (50), „dass man in dieser Weise wohl jede Gruppe annelidelisiren könnte."

d'Orbigny (9) hob 1847 den Structurunterschied zwischen Brachiopoden- und Molluskenschalen und die Uebereinstimmung der Ersteren mit den Wohnzellen einiger Bryozoen hervor. Derselbe Unterschied wurde in denselben Jahren von W. J. Carpenter (4, 5, 8, 12, 14) in seinen „Reports on the microscopic Structure of Shells" erläutert.

1850 gerieth Hancock bei der anatomischen Untersuchung einiger Süsswasserbryozoen [1]) zu dem Schlusse, dass die Bryozoen einerseits den Tunicaten, anderseits den Brachiopoden verwandt seien. Die Letzteren betrachtet er noch immer als eine den Lamellibranchiern am nächsten stehende Abtheilung der Acephalen Mollusken. Um dies zu beweisen benutzt er selbst noch ihre Aehnlichkeit mit Anomia, deren Kiemen er als Lippenanhänge deutet, während der Fuss nach ihm fehle.

Als Gründe für die Beziehung zwischen Brachiopoden und Bryozoen erwähnt er die Uebereinstimmung der Arme bei den Ersteren mit dem Tentakelapparate bei einigen Formen der Letzteren, bei welchen diese Anhänge auf zwei Träger zu beiden Seiten des Mundes eingepflanzt stehen. Diese Träger seien die Homologa der Brachiopodenarme, die Tentakeln selbst dagegen entsprächen den Cirren auf diesen Armen. Bei beiden Gruppen sind im Falle, dass diese Vergleichung richtig sei, die Arme hohl und die Cirren zäh und nicht contractil. Auch in den Verdauungsorganen und in erster Linie im Muskelsysteme sieht Hancock grosse Uebereinstimmung. Er macht aber auch auf viele Unterschiede aufmerksam, so auf das Fehlen der Fortpflanzung durch Knospen und demzufolge auch den Mangel der Stockbildung bei den Brachiopoden. Diesen Untersuchungen Hancock's stimmte Huxley gänzlich bei. Als dann auch 1850 Milne Edwards Bryozoen und Tunicaten zu einer selbständigen Klasse mit dem Namen Molluscoïdea vereinigte, fügte Huxley 1853 die Brachiopoden hinzu.

Unterdessen wurde die grosse Verschiedenheit der Brachiopoden von Anomia nochmals 1853 von Forbes [2]) und 1854 von Lacaze-Duthiers [3]) klar zu Tage gestellt.

---

[1]) A. Hancock, On the anatomy of freshwater-Bryozoa. Annals and Magazine of Nat. Hist. 2 Ser. Vol. V, 1850.

[2]) E. Forbes, British Mollusca, Vol. II.

[3]) H. Lacaze-Duthiers, Annales des Sciences Nat. 4 Série, Vol. I.

1854 erschien ein kurzer mit zwei hässlichen Holzschnitten ausgestatteter Aufsatz Huxley's (15, 17), welcher nichtdestoweniger die wichtigsten Entdeckungen auf dem Gebiete der Brachiopodenanatomie enthält. Zunächst stellt sich aus dieser Abhandlung heraus, dass Vogt's Deutung damals schon allgemein verlassen war, denn fortwährend wird in ihr von Rücken- und Bauchschale geredet. Dasselbe findet man in den zu gleicher Zeit erschienenen Arbeiten Owen's und Hancock's.

Huxley entdeckte erstens, dass der Darm bei Waldheimia flavescens und Rhynchonella psittacea blind aufhört und nicht wie Owen 1853 [1]) behauptet hatte durch einen Anus an der Bauchseite in der Mittellinie des Körpers ausmündet. Weiter sah er zum ersten Male die Längs- und Quermembranen, welche zwischen Darm und Leibeswand ausgespannt sind, und gab den Letzteren den Namen der Gastro- und Ileoparietalbänder. Seine dritte Entdeckung war, dass die sogenannten Seitenherzen Cuvier's, deren trichterförmige Ausmündung in die Leibeshöhle schon von Vogt entdeckt war, auch eine Oeffnung nach Aussen besitzen. Huxley erwähnt, dass auch Hancock durch seine Untersuchungen zu demselben Resultate gekommen war, und ausserdem beobachtet hatte, dass vom oberen Ende der Trichterkanäle überhaupt keine Gefässe zum Mantel und zu den Eingeweiden entspringen. Durch diese Befunde kam Hancock auf die Vermuthung, dass die Seitenkanäle keine Herzen, sondern Ausführungsgänge der Geschlechtsproducte seien.

Zuletzt entdeckte Huxley das birnförmige Bläschen auf der dorsalen Seite des Darmkanales und die gleichen Gebilde unterhalb der Trichterkanäle. Die Bedeutung dieser Bläschen ist bis jetzt noch unerklärt.

Infolge seiner Untersuchungen stimmt Huxley der Ansicht Hancock's bei, wonach die Brachiopoden den Bryozoen am nächsten verwandt seien und zwischen diesen und den Lamellibranchiern eine Uebergangsstufe bilden. Als Beweise hebt er hervor, dass der Darmkanal wie bei Bryozoën neural gebogen ist, dass die Arme dem Lophophor einzelner Bryozoën zu vergleichen und einige Muskeln denen der Avicularien sehr gleichartig seien. In der „English Cyclopaedia, Nat. Hist. Vol. III, 1855", nennt er diese Muskeln; es sind die Occlusores und Divaricatores.

---

[1]) R. Owen, On the anatomy of Terebratula, in „Introduction to the Classification of Brachiopoda, von T. Davidson", 1853.

Dieselben Meinungen findet man wieder in Hancock's grossen Untersuchungen (22, 23), welche, mit zahlreichen grossen Tafeln ausgestattet, 1858 erschienen.

Darin bestätigt er die obengenannten, von ihm selbst und Huxley gemachten wichtigen Entdeckungen, und forscht dem Bau aller Organe genau nach. Seine Schlussfolgerungen sind dieselben wie 1850, nur arbeitet er die Vergleichung der Brachiopoden mit Tunicaten und Bryozoën weiter aus. So sucht er die Homologa der Musculi adjustores in den Retractores der Polypen und den Deckelmuskeln bei Paludicella, an welchem Thiere er auch Muskeln findet, deren Wirkung mit der der Parietales bei den Inarticulaten Brachiopoden übereinstimmt.

Ein wichtiger Punct, worin seiner Meinung nach die Brachiopoden sich den Tunicaten gleich verhielten, sei das lacunäre Blutgefässsystem, wiewohl die Bluträume der Ascidien enge Spalten geworden seien, infolge der starken Entwicklung des Atrialraumes. Bei beiden Gruppen bestehe weiterhin ein enger Zusammenhang zwischen Mantel und Schale, denn der Erstere bildet Ausläufer in Letztere.

Bei Tunicaten enthalten diese zwar deutliche Gefässe, was bei Brachiopoden gar nicht der Fall ist, aber dennoch hält Hancock diese Papillen für homolog. Im Allgemeinen achtet er die Brachiopoden höher organisirt als die Tunicaten, dagegen niedriger als die Lamellibranchier, an deren Verwandtschaft mit den Brachiopoden er noch immer festhält. Nur in der Entwicklung des Muskelsystems stehen die letzteren höher.

Zur selben Zeit ungefähr, in welcher Hancock's Arbeit erschien, schrieb Gratiolet zwei Monographien (21, 26), die erste über die Anatomie der Waldheimia australis, die zweite über die von Lingula anatina. Wiewohl die Untersuchungen Huxley's und Hancock's ihm bekannt wurden, bevor er diese letztere veröffentlichte, bleibt er dabei, der Owen'schen Ansicht in Bezug auf die sogenannten seitlichen Herzen zu huldigen.

In anderen Hinsichten sind seine Untersuchungen sehr genau. Allerlei Thatsachen, z. B. das Vorkommen geringelter, in echten Follikeln des Mantelrandes eingepflanzter Haare, weiter die Structur und die Lage der Muskeln und der Arme, die vollkommene Symmetrie der Organe, der merkwürdige Zusammenhang von Körper und Schale, die eigenthümliche Lage und Bau der Athmungsorgane, gaben Gratiolet die Ueberzeugung, dass die Brachiopoden

sehr weit von den Lamellibranchiern entfernt stehen, mit Tunicaten überhaupt nichts gemein haben, aber dagegen Spuren einer Verwandtschaft mit Crustaceën bemerken lassen. So vergleicht er ihre Armen den Kiemen der Letzteren.

In seinen allgemeinen Ansichten entfernt sich Gratiolet also weit von Hancock, nähert sich dagegen denjenigen Steenstrup's, dessen Untersuchungen er aber nicht erwähnt.

Eine übersichtliche Darstellung der Molluscoïden-Merkmale und des Zusammenhanges der unter diesem Namen vereinigten drei Thiergruppen findet man in dem Lehrbuche von Carus und Gerstäcker (1868—1875).

Von der Classe der Molluscoïdea wird darin gesagt, dass sie nur die gedrungene, seitlich symmetrische Körperform mit den Mollusken gemeinsam haben, eine Form, an welcher niemals Gliederung auftritt.

In allen anderen Hinsichten entfernen sie sich so weit von den Mollusken, dass sie als ein selbständiger Formenkreis zu betrachten seien.

Der grösste Unterschied sei, dass bei Mollusken der animale Theil des Körpers vom vegetativen scharf getrennt sei, bei Molluscoïdea dagegen eine solche Grenze gänzlich fehle. Eine Vergleichung des Molluscoïdenkörpers mit dem der Mollusken habe dann auch nur die Bedeutung eines Hülfsmittels, denn vom Molluskenschema ausgehend, gelange man bei den Molluscoïdea nur zu negativen Merkmalen. Hieraus gehe die Unnatürlichkeit der Verbindung dieser beiden Gruppen hervor. Die meisten Analogien beständen noch zwischen Tunicaten und Acephalen Mollusken.

Diesen negativen Verhältnissen gegenüber stehen nach Carus und Gerstäcker sehr positive in Bezug auf die Verwandtschaft der drei Molluskengruppen zu einander. Denn die Kiemenhöhle der Tunicaten, der Schalenraum der Brachiopoden und die Tentakelscheide der Bryozoën seien unter sich homolog, ebenso die Arme der Brachiopoden, die Tentakeln der Bryozoën und die Kiemenbalken einzelner Tunicaten. Weiter hätten alle drei ein Ganglion zwischen Mund und Anus gemeinsam.

Eine der oben beschriebenen entsprechende Vergleichung, mit schematischen Figuren erläutert, findet man in Bronn's Malacozoä Acephala [1]).

---

[1]) H. G. Bronn, Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere, 1862.

Von Hancock's und Huxley's Ansichten entfernen sich also die hier genannten der Sechsziger Jahre hauptsächlich darin, dass die Brachiopoden von den Mollusken gänzlich entfernt werden.

Ein grosser Fortschritt zum besseren Verständniss der systematischen Stellung der Brachiopoden wurde 1860 und 1861 gemacht durch die Entdeckung ihrer Larven von F. Müller (29, 30) und Lacaze-Duthiers (31). Beide beobachteten, dass diese frei herumschwimmen und gegliedert sind in drei oder vier Segmente, deren vorderstes Augenflecke trägt. Müller sah ausserdem, dass die Larven zwei Mantellamellen haben, deren Rand mit langen Haaren umsäumt ist, weiter, dass neben den Augen zwei Gehörbläschen sich finden und dass die Larven nach einiger Zeit sich festheften, worauf die Setae abfallen und Augen und Gehörbläschen atrophiren.

Lacaze-Duthiers erforschte ausserdem die Anatomie des Thecidium Mediterraneum, dessen Larven er entdeckt hatte, und dessen Oviducte er mit denen Bonellia's vergleicht. Auch im Blutkreislauf sieht er Uebereinstimmung mit den Gephyreën.

In erster Linie aber waren es die 1869 veröffentlichten Entdeckungen Morse's (38, 40, 41) über die Entwickelungsgeschichte der Terebratulina septentrionalis, welche die Verschiedenheit der Larven dieses Thieres von denen der Mollusken und ihre Uebereinstimmung mit denen der gegliederten Würmer und mit vollkommen entwickelten Bryozoën klar zu Tage stellen. Morse war selber der Erste, diese Uebereinstimmung näher zu betonen, denn er schrieb zuerst 1870, und nochmals 1873 Abhandlungen über die systematische Stellung der Brachiopoden (39, 42), in welchen er, auch aus anatomischen Gründen, zu beweisen bestrebt ist, dass diese Thiere sowohl in ihrem allgemeinen Bau wie in dem aller einzelnen Organe mit Anneliden, besonders mit Tubicolen übereinstimmen, und dagegen von den Mollusken verschieden sind.

So gleiche der Stiel Lingula's dem Hinterleibe derjenigen Würmer, deren Körper eine deutliche Trennung in Thorax und Abdomen zeigt, den letzteren Theil in einem Rohre versteckt. Denn der Stiel ist bei Lingula stets beweglich, geringelt und von einer dicken Cuticula umkleidet, welche durch Ausfuhrgänge von Drüsen, deren Secret zum Aufbaue eines Sandrohres dient, durchbohrt wird.

Spuren einer Segmentation findet er in den zwei Paar Ovidukten bei Rhynchonella, in der Lagerung der Muskeln und der Körpereinschnürung bei Lingula; dennoch betrachtet er den Brachiopodenkörper im Allgemeinen als ungegliedert, wie es auch bei

vielen Würmern der Fall sei, „unter andern bei den Chaetognathen“!

Er macht dann auf die grosse Gleichartigkeit der Rücken- und Bauchseite, die auch für gegliederte Würmer so typisch sei, aufmerksam. Die gedrungene Körperform achtet er als eine Erscheinung, die in allen Thierklassen bei einzelnen Formen sich wiederfinde.

Dem Mantel der Brachiopoden vergleicht er die Ringkragen, die bei einigen Würmern, besonders bei den mit grossen Kopfanhängen versehenen, vorkommen. Auch diese letzteren Hautduplicaturen zeigen ja oft seitliche Längsspalten, wodurch sie in eine Rücken- und eine Bauchhälfte zerfallen. Die Schalen deutet er als Cuticula, sich vorzugsweise auf das Vorkommen der Mantelausläufer in ihnen stützend. Diese Ausläufer vergleicht er den feinen Anhängen des Matrixepithels, wie sie sich in den Cuticularporen bei Anneliden und Crustaceën finden.

Weiter betont Morse, dass bei Mollusken echte, hornartige Haare in Hautfollikeln niemals, bei Brachiopoden dagegen wie bei Anneliden in grosser Zahl gefunden werden. Bei Tubicolen sind diese Haare wie bei Brachiopoden auf den vordersten Körpertheil beschränkt, sie sind beweglich und dienen oft zum Schutz der Athmungsorgane, gleich wie die Setae am Mantelrande bei Lingula die Mantelhöhle absperren können. In Bezug auf die Gewohnheit Lingula's Sandröhren zu bilden, macht er auf die merkwürdige Thatsache aufmerksam, dass alle diejenigen Würmer, deren Körper scharf in einen thoracalen und abdominalen Theil getrennt ist und die am Kopfe zwei spiralig gewundene Anhänge tragen, dieselbe Gewohnheit haben.

Auf der Wand der Leibeshöhle fand er eine Cilienbekleidung, welche die Leibesflüssigkeit in fortwährender Bewegung hielt. In dieser Flüssigkeit befinden sich zellige Elemente. Dieselben Erscheinungen treffe man bei Gephyreën und denjenigen Anneliden, denen ein Gefässsystem abgeht.

Die Kopfarme der Tubicolen seien in ihrem Bau denen der Brachiopoden ganz gleich. Die zwei grossen, vom Ganglion infraoesophageum entspringenden, und nach hinten verlaufenden Nervenstränge der Brachiopoden, die in ein kleines Ganglion auslaufen sollten, vergleicht er den Seitensträngen, die bei vielen Würmern vom Schlundringe entspringen. Ob Quercommissuren daran vorkommen oder fehlen, scheint ihm von geringer Bedeutung.

Die Genitalgänge der Brachiopoden sind ihm die Homologa

der Segmentalorgane bei Anneliden, welche ja auch bei vielen Arten nur in Ein- oder Zweizahl vorhanden sind. Die Geschlechtsdrüsen liegen bei beiden Gruppen an der Leibeshöhlenwand, und ihre Producte fallen in diese Höhle hinein.

Endlich findet er grosse Uebereinstimmung zwischen den Larven der Brachiopoden und denen verschiedener Würmer, namentlich der Rotatorien, während die ausgewachsenen Räderthierchen seiner Meinung nach den entwickelten Brachiopoden in vielen Hinsichten ähnlich seien.

Morse kommt zum Endresultate, dass die Brachiopoden, wie jede sehr alte Gruppe, Anknüpfungspunkte aufweisen zu jeder der aus demselben Stamme, hier also der gemeinschaftlichen Stammform der Würmer, gesprossenen Gruppe, die grösste Verwandtschaft aber mit den kopftragenden, sedentären Anneliden. Beide Gruppen betrachtet er desshalb als Seitenäste aus dem Chaetopodenstamme, die Brachiopoden aber als den älteren.

Gegen seine Meinung erhob sich von verschiedenen Seiten Widerspruch, so z. B. von Dall [1]), der die Brachiopoden zu den Mollusken zu zählen beharrt und von Stoliczka [2]), der selbst die alte Vereinigung mit den Anomiïdae aufrecht erhält, wiewohl Morse selbst noch einmal wieder ausführlich dargethan hat, dass Anomia eine echte Lamellibranchie und die Aehnlichkeit mit den Terebratuliden eine rein äusserliche ist.

King dagegen schliesst sich der Meinung Hancock's wieder an, wonach die Brachiopoden den Bryozoën am nächsten stehen. Dabei stützt er sich hauptsächlich auf die Entdeckung von Rhabdopleura, einem Meeresbryozoën mit einem Lophophor, wie er weiterhin nur bei Süsswasserbryozoën gefunden wird, und mit zwei Hautfalten an der Aussenseite der Tentakeln, die von Allmann als das Aequivalent des Mantels gedeutet wurden.

Die Aehnlichkeit zwischen den Larven der Brachiopoden und den ausgewachsenen Bryozoën, ist, wie oben kurz erwähnt, zuerst von Morse betont und zwar in seiner 1869 erschienenen Abhandlung „On the early Stages of Terebratulina septentrionalis". Darin zeigt er, dass der Tentakelkreis um den Mund der Larven zuerst ringförmig ist, später hufeisenförmig. Die erste Form ist dem Tentakelring der Gymnolaemata ähnlich, die zweite achtet er dem Lophophor der Phylactolaemata gleich, dem auch die Arme der ausgewachsenen Brachiopoden schon von Hancock verglichen wurden.

---

[1]) Dall, in Americal Journal of Conchyliology, VI u. VII, 1870 u. 1871, und Americ. Naturalist, IV, pag. 510.

[2]) Stoliczka, Palaeontographia Indica, 1872.

Die den Darm der Brachiopoden mit der Leibeswand verbindenden Häute scheinen Morse einige Aehnlichkeit mit dem Funiculus der Bryozoën zu zeigen. Dieser ist z. B. bei Paludicella doppelt, und Ovarium und Hoden sind beide an einen dieser Funiculi befestigt, ebenso wie die Geschlechtsdrüsen der Linguliden an den Ileoparietalbändern. Bei Alcyonella hingegen liegt das Ovarium an der Leibeswand (endocyst) wie bei allen Articulaten Brachiopoden.

Weiterhin zeigen die Larven der Bryozoen wie die der Brachiopoden bewegliche Haare. Morse setzt selbst die Möglichkeit voraus, dass Formen wie Lepralia, die mit einem Theile ihres Kalkgehäuses angewachsen sind und in der Wand desselben feine Porenkanäle aufweisen, dem Thecidium verglichen werden könnten, schlanke Formen dagegen, wie Pedicellina und Loxosoma (deren Stiel selbst retractil ist) der Lingula.

Im Allgemeinen aber scheint Morse, wie aus seiner Abhandlung von 1873 (42) hervorgeht, der Uebereinstimmung zwischen Brachiopoden und Anneliden eine höhere Bedeutung wie der zwischen ihnen und Bryozoën beizumessen.

Hyatt[1]) dagegen betrachtet die Bryozoën mit King als die nächsten Verwandten der Brachiopoden. King hat noch eine bemerkenswerthe Parallele gezogen, zwischen Brachiopoden und den Bipinnaria-Larven der Asteriden. Bei den letzteren findet sich wirklich auch ein langer Stiel am hinteren Leibesende und zwei symmetrische, tentakeltragende Arme am Vorderende; die Tentakeln sind mit Flimmerhaaren versehen. Der Darm verläuft zuerst nach der Rückenseite, dann in der Mittellinie nach hinten und mündet etwas seitwärts durch einen Anus nach aussen, ebenso wie es bei Lingula der Fall ist. Diejenigen Brachiopoden, deren Darm blind ausläuft, stammen seiner Meinung nach von Anus-besitzenden Formen.

Grosses Aufsehen erregten die 1873 veröffentlichten Entdeckungen Kowalewsky's (46) betreffs der ersten Theilungsstadien und der Anlage des Urdarmes und der Leibeshöhle bei verschiedenen Testicardines. Er beobachtete, dass die Furchung total und regelmässig ist, die Morula sich meistens durch Einstülpung in eine Gastrula umwandelt und aus dieser ein dreiblättriges Stadium hervorgeht durch Bildung und nachherige Abschnürung zweier symmetrischer Darmdivertikel. Der Hohlraum dieser Mesodermsäcke

[1]) A. Hyatt, Observations on Polyzoa, suborder Phylactolaemata in Proceedings of the Essex Institute, Massachusetts, Vol. IV u. V.

entwickelt sich zur Leibeshöhle, ihre Wände zum Peritonealepithel und zu Muskeln. Nur bei Thecidium ist dieser Entwickelungsgang etwas modificirt, wahrscheinlich in Folge des reicheren Nahrungsdotters.

Diese Entdeckungen bewiesen, dass die ersten Entwickelungsstadien der Brachiopoden eine merkwürdige Uebereinstimmung mit denen der Chaetognathen haben.

Morse's Meinungen werden in vielen Hinsichten von Gegenbaur getheilt. Während er in der ersten Auflage seiner „Grundzüge der vergleichenden Anatomie“ (1859) die Brachiopoden noch zusammen mit Tunicaten und Bryozoen zu den Mollusken stellt, erhebt er sie in der Auflage 1878 des „Grundrisses d. V. A.“ zu einer selbständigen Thierklasse und erklärt, dass sie mit den Mollusken wenig mehr als das äussere Gehäuse gemein haben und dass selbst dieses noch ganz verschiedenartig gebaut ist. Dagegen lässt sich die Abstammung der Brachiopoden von gegliederten Würmern seiner Meinung nach beweisen, nur sei ihre Organisation so gänzlich umgeändert, dass bei den ausgewachsenen Thieren nur noch Spuren der einstigen Aehnlichkeit mit Anneliden aufzudecken seien. Dieses weite Ablenken der Brachiopoden von allen anderen Thierklassen stimmt seines Erachtens mit der Thatsache, dass sie eine der ältesten darunter sind, eine Klasse, deren Blüthezeit schon längst vorüber, während die jetzigen Mitglieder nur die letzten Ueberlebenden einer Unzahl Arten aus früheren geologischen Perioden sind.

Durch die Gliederung in drei oder vier Segmente nimmt der Embryo nach Gegenbaur den Typus eines Annulaten an. Auch die Entwickelung eines Kopfschirmes und langer, beweglicher Bürstenhaare am Mantelrande nennt er Kennzeichen von Annelidenlarven. Die Lage der Schalen beweist ihm, dass sie mit Molluskenschalen durchaus keine Verwandschaft haben. Die Ausbildung dieser Schalen sei der Grund, dass die Segmentation nicht weiter geht, sowie dass die Arme sich so stark entwickeln. Dagegen erklärt er die Entstehung der Schalen als eine Folge der Anpassung an eine sessile Lebensweise.

Gegen die Meinung, dass die Entstehung neuer Metamere in Folge der Schalenausbildung unterblieben sei, lässt sich behaupten, dass es auch freilebende Würmer giebt, deren Körper aus nur drei Segmenten besteht, z. B. die Chaetognathen, welche gerade in so vielen anderen Hinsichten mit den Brachiopoden übereinstimmen. Die Entstehung der Schalen durch Anpassung an die sessile Lebensweise wird zweifelhaft, wenn man in Betracht zieht, dass Lin-

gula frei lebt und wahrscheinlich auch nicht von angewachsenen Formen stammt.

Die bedeutende Entwickelung der Arme und der Mantelduplicaturen, in welchen letzteren bei den Testicardines selbst die Geschlechtsdrüsen ihren Platz finden, hat nach Gegenbaur die Grössenabnahme der übrigen Körpertheile zur Folge.

Die Vergleichung der Brachiopodenarme mit dem Tentakeltragenden Lophophor der Bryozoën, wie sie schon von so vielen gemacht war und welche Gegenbaur selbst 1859 Veranlassung giebt, diese Theile als Homologa zu betrachten; hält er 1878 für ebenso wenig durchführbar wie diejenige mit den Kiemenbüscheln der Tubicolen Anneliden, welche nach Morse diesen Armen gleichwerthig sein sollen. Grund dazu findet Gegenbaur in der Innervation der Arme durch das Untere Schlundganglion, während die Tentakeln der Bryozoën und der Chaetopoden vom Cerebralganglion mit Nerven versehen werden. Um also diese Kopfanhänge homologisiren zu können, würde man eine Wanderung von Ganglienmassen am Schlundringe entlang annehmen müssen.

Ob das ventrale Nervencentrum einem rückgebildeten Bauchnervenstrang gleich zu achten sei, hält Gegenbaur für noch unentschieden. Die geringe Entwicklung des Nervensystems betrachtet er als eine Folge der festsitzenden Lebensweise, ebenso das Fehlen der Sinneswerkzeuge bei den ausgewachsenen Formen. Diese letztere Behauptung findet eine grosse Stütze in dem Auftreten von Augen- und Gehörbläschen beim frei schwimmenden Larvenstadium.

Die Haare am Mantelrande entstehen auch nach Gegenbaur's Meinung in derselben Weise wie die Haare der Chaetopoden. Aus der Thatsache, dass einzelne Muskeln mit dem Integumente verbunden sind, schliesst er auf das Bestehen eines Hautmuskelsackes, aus welchem auch alle übrigen Muskeln hervorgegangen, aber in Folge der Schalenentwickelung selbständig geworden seien.

Die Gastro- und Ileoparietalbänder betrachtet er als Dissepimente zwischen den Metameren, besonders weil die Trichtermündungen der Genitalgänge sich darin befinden.

Vorausgesetzt, dass die Untersuchungen Hancock's über das Herz und das Gefässsystem richtig seien, stimmen diese Organe in Bezug auf ihre Lage dorsal vom Darme mit den gleichnamigen der Anneliden überein. Den in der Mittellinie befindlichen Theil betrachtet er als den wichtigsten in morphologischem Sinne, weil

die Mantelarterien mit ihren accessorischen Herzen secundäre, in Folge der Mantelausbildung entstandene Bildungen seien.

Die Ausfuhrgänge der Geschlechtsprodukte nennt Gegenbaur die Homologa der Segmentalorgane der Anneliden. Wo, wie bei Rhynchonella, zwei Paar vorhanden sind, entsprächen diese zweien sich folgenden Segmenten. In der Lage der Geschlechtsdrüsen sei auch Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei Anneliden und Gephyreën.

Der Aehnlichkeit zwischen Brachiopoden und Bryozoën scheint Gegenbaur wenig Bedeutung beizumessen, wenigstens in der letzten Auflage seines „Grundrisses" vergleicht er die beiden Gruppen niemals unter einander, mit Ausnahme der oben erwähnten Behauptung in Bezug auf die Arme, welche eine Verwandtschaft verneint. Und er thut dies, obwohl er die Bryozoën zu der Abtheilung der Würmer stellt, mit welchen er die Brachiopoden verwandt rechnet.

1878 untersuchte Brooks (51) die älteren Larvenstadien von Lingula und beobachtete u. a., dass der Stiel erst spät auswächst. Vom Herzen und Gefässsystem sah er nichts, dagegen entdeckte er, dass die ganze Epithelbekleidung der Leibeshöhle flimmert und in der Leibesflüssigkeit zwei Arten zelliger Elemente vorhanden sind.

Brooks nennt die Beziehungen der Brachiopoden zu den Anneliden unbestimmt und unverständlich, diejenigen zu den Bryozoën dagegen scharf umschrieben und bedeutungsvoll. So findet er die grösste Uebereinstimmung zwischen den Larven Lingula's und Loxosoma's. Er bekämpft also die Ansichten Morse's, und betreffs der von diesem gegebenen Zusammenstellung der den Brachiopoden und Anneliden gemeinsamen Merkmalen sagt er, dass ein Theil jener Merkmale bedeutungslos ist, ein anderer sowohl den Echinodermen wie den Anneliden zukommt. Dieser Vorwurf scheint mir sehr unberechtigt.

Weil Brooks die Bryozoën als die nächsten Verwandten der Brachiopoden betrachtet, sucht er auch von den Ersteren die weiteren Beziehungen aufzufinden. Zwischen Rotatorien und Bryozoën erkennt er nur eine allgemeine Aehnlichkeit an, der gegenüber grosse Verschiedenheiten stehen, z. B. die Lage des Ganglions an der Rückenseite des Darmkanales bei Rotatorien, an der Bauchseite bei Bryozoën. Grosse Uebereinstimmung dagegen zeigen die Bryozoën seiner Meinung nach mit der Veliger-Larve der Mollusken. Velum und Lophophor seien homolog und auch analog, denn

beide dienen zum Herbeistrudeln der Nahrung und zur Athmung. Beiden Thieren geht ein Herz ab, während die Leibesflüssigkeit durch Muskelcontractionen bewegt wird.

Der Darmkanal hat bei Beiden dieselbe Lage und Form. Im Epistom mit seinem Ganglion sieht er das Homologon des Fusses mit dem Pedalknoten, wiewohl er selbst zugeben muss, dass es innerhalb des Tentakelkranzes liegt, während der Fuss sich ausserhalb des diesem Kranze homologen Velums befindet. Hierzu wäre noch hinzuzufügen, dass entsprechend diesen Betrachtungen auch der Mund der Bryozoën im Tentakelkranze liegt, die Mundöffnung des Veligers dagegen ausserhalb des Velums.

Die Bryozoën-Zelle mit dem bei Cheilostomata vorkommenden Deckel findet er in der Schale und dem Operculum der Molluskenlarven wieder.

Brooks glaubt also, dass Rotatorien, Bryozoën und Veliger-Larven divergirende Arten eines und desselben Stammes seien, der in den Würmern seinen Ursprung hat. Wie nun die Mollusken die höchst entwickelte Stufe des Veligertypus, so seien es die Brachiopoden vom Zweige der Bryozoën aus [1]).

Dieselbe Vergleichung der Bryozoën- und Molluskenlarven mit den nämlichen Beweisen, wie die oben von Brooks verzeichneten, findet man auch schon in Ray Lankester's Abhandlung: „Remarks on the affinities of Rhabdopleura“ [2]).

In seiner „Comparative Embryology“ (Theil I, 1880) sagt Balfour, dass die Morse'sche Behauptung, als seien die Brachiopoden degenerirte Tubicole Anneliden noch von keiner einzigen embryologischen Thatsache gestützt wird. Zwar zeigt die Larve Argiope's seiner und anderer Meinung nach unzweifelhaft grosse Verwandtschaft mit Chaetopoden, denn sie sieht einer mesotrochalen Chaetopodenlarve mit provisorischen Setae ähnlich, aber dennoch hält er es für wahrscheinlich, dass sie als ungegliederte Larve zu betrachten sei, weil die Segmentation sich nicht auf die Mesodermsäcke erstrecke, sondern nur äusserlich sei, und weil Lacaze-Duthiers beobachtet habe, dass die Einschnürungen nicht wie bei gegliederten Würmern von vorne nach hinten auftreten, sondern jede neue Gliederung dicht hinter der vordersten entstehe. Weiter sei bei Brachiopodenlarven der Tentakelkreis, der wahrscheinlich an Stelle des Flimmerrandes an dem Kopfschirme entsteht, nicht prae- sondern postoral, gleichwie bei der Larve der Phoronis (der

---

[1]) Man vergleiche auch: W. K. Brooks, The affinity of the Mollusca and Molluscoïdea, Proc. Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XVIII, 1877.

[2]) Quarterly Journal of Microscopical Science, vol. XIV, 1874.

bekannten tubicolen Gephyreë). Hieraus könnte man die Folgerung machen, dass dieser Flimmerkreis dem Velum der trochospheren Larven nicht gleich zu setzen sei. Deshalb vergleicht Balfour die Larven nur mit mesotrochalen Chaetopodenlarven, aber aus demselben Grunde bezweifelt er die Homologie zwischen dem Tentakelkreis der Brachiopodenlarven und dem Lophophor der Bryozoën, denn den letzteren nennt er praeoral, auf Grund der Entwicklungsgeschichte, aus welcher die Entstehung der Ectoprocta aus Entoprocta einleuchten würde.

Ausserdem sei die concave Seite des Lophophors nach der Rückenseite, die der hufeisenförmigen Tentakelreihe der Brachiopodenlarven nach der Bauchseite gekehrt. Auf diesen Unterschied hat schon Hancock aufmerksam gemacht.

Während Gegenbaur die Brachiopoden sowohl von den Mollusken, wie von den Bryozoën entfernte, hat Claus in der letzten Auflage seiner „Grundzüge der Zoologie" 1881 sie wieder mit den letztgenannten zu einer selbständigen Thierklasse vereinigt, und dieser den alten Namen Molluscoïdea gegeben. Er hat also seine früheren Ansichten geändert, denn in der vorletzten Auflage findet man die Bryozoën unter den Würmern, die Brachiopoden hingegen als Anhang zu den Mollusken. Von seinen Molluscoïden giebt er die nachfolgende Diagnose:

—„ Festsitzende Bilateralthiere ohne Metamerenbildung, mit bewimpertem Tentakelapparate, von einem cystenförmigen oder zweilappigen Gehäuse umschlossen, mit schlingenförmig gebogenem Darmkanal und suboesophagealem Ganglion." —

Die frei herumschwimmende oder schon angewachsene Brachiopodenlarve, bei der sich die zwei Schalenhälften entwickelt haben, vergleicht er einem Bryozoön, umschlossen von einer zweiklappigen Ectocyste, wie sie wirklich bei Cyphonautes gefunden wird. Nichtsdestoweniger hält er die Fragen, ob die Tentakeln und das untere Schlundganglion der Bryozoën denen der Brachiopodenlarven homolog seien, für unentschieden.

Das Vorkommen eines Nervenschlundringes bei Brachiopoden, im Gegensatz zu den Bryozoën, denen eine solche Commissur abgeht, achtet er von untergeordneter Bedeutung, weil er die oberen Schlundganglien der Ersteren als secundäre Bildungen betrachtet.

In ihrem anatomischen Bau und in ihrer Entwicklungsgeschichte zeigen beide Gruppen seiner Meinung nach Spuren einer Verwandtschaft mit Anneliden. So z. B. deutet er die als Wassergefässsystem beschriebenen Organe einiger Bryozoën als Reste

von Segmentalorganen, den Genitaltrichtern der Brachiopoden vergleichbar. Beide Organe seien dann wieder den Kopfnieren der Wurmlarven zu vergleichen. Aus der Beobachtung Barrois', dass die Larven der Ectoprocten Bryozoën sich mit ihrem oralen Körpertheile festheften, zieht er den Schluss, dass dieser Theil dem Mantel der Brachiopoden zu vergleichen sei, der ja bei einigen Arten (Thecidium) auch zur Anheftung dient. Auch macht er aufmerksam auf einen äquatorialen faltenförmigen Wulst am Körper der Cyclostomenlarven, der über die aborale Hälfte hinüberwächst und lange Cilien trägt. Schliesslich umhüllt er diesen Theil des Körpers wie ein Mantel in derselben Weise, wie es bei Brachiopodenlarven der Fall ist. Seiner Meinung, die Brachiopoden seien ungegliederte Thiere, entsprechend, legt er den Gastro- und Ileoparietalbändern keine Bedeutung bei.

Ohne sich darüber zu verbreitern, sagt Claus, dass die Brachiopoden in verschiedenen Hinsichten mit Mollusken übereinstimmen.

Während also Claus in mehreren Punkten zu den Anschauungen Hancock's zurückgekehrt ist, haben die Brüder Hertwig im nämlichen Jahre einen neuen Versuch gemacht, die Brachiopoden nicht nur von den Mollusken, sondern auch von den Bryozoën gänzlich zu trennen. In ihrer Abhandlung „die Cölomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes“ [1]) stellen sie die Brachiopoden zu den Thieren mit einem typischen Enterocöl, also mit einer durch Abschnürung zweier symmetrischer Darmausstülpungen gebildeten Leibeshöhle. Die Mollusken und Bryozoën hingegen betrachten sie als Thiere mit einem Pseudocöl, d. h. mit einer Leibeshöhle, welche durch Zusammenfliessen von Spalten in einem mesenchymatischen Mesoderm entstanden ist.

Balfour hat im zweiten Theile seiner „Comparative Embryology“ diese Anschauung, was die Mollusken anbetrifft, zu schwächen versucht durch die Bemerkung: die eigenthümliche Ausbildung des mesodermalen Gewebes und der Leibeshöhle bei dieser Klasse sei vielleicht eine Folge der Umkleidung mit einem Kalkgehäuse. Aber gerade der gänzlich verschiedene Bau des Mesodermes bei den gleichfalls von einer Kalkschale umschlossenen Brachiopoden beweist, dass dieser Einfluss nicht von grosser Bedeutung gewesen sein kann.

Jedenfalls entsprechen die Brachiopoden sowohl in ihrer Entwicklungsgeschichte als in ihrer Anatomie völlig den von den Hertwig's für ihre Gruppe der Enterocölier aufgestellten Merk-

[1]) Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft, 1881.

malen. Die innere Wand der abgetrennten Darmausstülpungen wird Darm-, die äussere Hautfaserblatt, während die sich in der Mittellinie berührenden Wandabschnitte unter einander zu den dorsalen und ventralen Mesenterien verwachsen. In Widerspruch mit Balfour's Behauptung glauben sie, dass die Einschnürungen, durch welche die Larve in drei Segmente zerfällt, sich auch auf das Mesoderm erstrecken [1]). Mit Morse deuten sie die Gastro- und Ileoparietalbänder als Rudimente dieser Quersepta. Weiterhin heben sie hervor, dass das hintere Segment keinen Abschnitt des Darmes enthält, dass die Wände der geräumigen Leibeshöhle flimmern und dass die Geschlechtsdrüsen sich wahrscheinlich aus der Epithelauskleidung dieser Wände entwickeln. Dieses letztere sei noch nicht entschieden, aber jedenfalls ragen die entwickelten Geschlechtsdrüsen frei in der Leibeshöhle hervor und schütten ihre Produkte in sie aus, welche dann durch selbständige Excretionsorgane nach aussen entleert werden. Diese Organe sind bekanntlich Kanäle, welche die Leibeswand durchbrechen und mit offenen Trichtermündungen in der Leibeshöhle anfangen. Alle die hier genannten Einzelheiten sind Merkmale der Enterocölier.

Der histologische Bau der Muskeln, dem Hertwig's bei der Entscheidung, ob ein Thier zu den Entero- oder zu den Pseudocöliern gehört, grosses Gewicht beilegen, sei, wie sie sagen, bei den Brachiopoden noch nicht untersucht worden.

Wie gesagt, zählen Hertwig's die Bryozoën zu den Pseudocöliern, auf Grund der Entwicklungsweise ihres Mesodermes. Dennoch müssen sie zugestehen, dass besonders die Ectoprocta in anatomischer Hinsicht dem Typus jener Abtheilung wenig entsprechen. Die so oft betonte Verwandtschaft zwischen Brachiopoden und Bryozoën lassen sie gänzlich unerwähnt. Dagegen machen sie zu wiederholten Malen auf die Uebereinstimmung der erstgenannten Thiere mit Chaetognathen aufmerksam und sagen schliesslich, dass sie dadurch fast zu der Annahme einer näheren Verwandtschaftsbeziehung zwischen diesen beiden, der äusseren Form nach so grundverschiedenen Gruppen verführt werden möchten.

Bütschli [2]), sich stützend auf die gleichartige Entwicklungsgeschichte, hat diesen Schritt schon gemacht, ohne aber seine Behauptung näher zu erläutern.

---

[1]) Das deutsche Referat der russisch verfassten Abhandlung Kowalewsky's giebt über diesen Punkt keinen Aufschluss.

[2]) Bütschli, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung Chaetonotus, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. XXVI, 1878.

Soweit fand ich die Untersuchung des anatomischen Baues der Brachiopoden und die Ansichten über ihr systematisches Verhalten in der Thierwelt vorgeschritten, als ich die nachfolgenden Untersuchungen anfing. Es war dabei in erster Linie meine Absicht, zu versuchen, die durch die Cölomtheorie angeregten Fragen zu lösen. Weiterhin beabsichtigte ich die bis jetzt vernachlässigte histologische Beschaffenheit dieser Thiere zu studiren und zu beschreiben. Die bei diesen Untersuchungen erhaltenen Resultate findet man im letzten Abschnitte zusammengestellt. An dieses Resumé reiht sich eine auch in histologischen Einzelheiten durchgeführte Vergleichung der Brachiopoden mit den Chaetognathen.

Die Schalenstructur.

Nach allen bisherigen Beschreibungen bestehen die Schalen hauptsächlich aus einer Schicht langer, platter Kalksäulchen, die in Bezug auf Aussen- und Innenfläche eine sehr schräge Lage haben, und in dünnen, durchsichtigen Blättern zusammenhängen, von denen sich einzelne ablösen lassen. Die inneren Enden dieser Kalksäulchen erzeugen an der Innenfläche der Schalen eine netzförmige Zeichnung.

An der Aussenseite wird diese Schicht von einem sehr dünnen, structurlosen Häutchen bekleidet, das von allen Forschern dem Periostracum der Molluskengehäuse gleichgestellt wird. Zwischen diesen beiden Schichten entdeckte King (36) eine dritte structurlose Kalklage, bedeutend dünner als die prismatische.

In den Schalen vieler Brachiopodenfamilien fanden sich Querkanälchen[1]), welche einen organischen Inhalt führten, der mit dem den Schalen innen anliegenden Mantel organisch zusammenhing. Diese Mantelausläufer zeigten einen von vielen Kernenähnlichen Körperchen erfüllten Centralkanal. Die Querkanälchen endeten in der von King entdeckten Schicht mit trichterartig erweitertem Gipfel, worin die genannten Körperchen dicht angehäuft und dunkelfarbig waren. Von der abgestutzten Oberfläche der Mantelpapillen geht ein Kranz feiner Linien nach der Unterseite des Periostracums ab. Diese Linien färben sich mit organischen

[1]) Der Entdecker dieser Querkanälchen bei fossilen Brachiopodenschalen ist Morris, Mineral Conchology, Nr. 108. Bei recenten Schalen wurden sie und ihr organischer Inhalt von Carpenter gefunden.

Farbstoffen, besitzen also eine organische Grundlage. Das Periostracum läuft nach den Beobachtungen King's unverändert über den Gipfeln der Querkanälchen hin, während Quekett (11) und Carpenter (4, 5, 8, 12) scheibenartige Verdickungen an diesen Stellen beschreiben.

Ob die Höhlungen der Mantelpapillen mit denjenigen des Mantels selbst in offener Verbindung stehen, darüber gehen die Ansichten auseinander. Carpenter (14) nimmt eine solche Communication an, während Hancock (23) sie anzweifelt.

In der ganzen Abtheilung der Rhynchonelliden fehlen die Schalenkanälchen gänzlich. Bei Crania dagegen sind sie nach der Aussenseite hin stark verästelt. Dergleichen Verästelungen fand King auch bei Terebratulina caput-serpentis, nur dass hier die Aeste überall den gleichen Durchmesser behalten.

Die Structur der Lingulaschalen ward von Gratiolet (26) von jener der Angeltragenden Brachiopoden durchaus verschieden gefunden. Diese Schalen bestehen nämlich aus einer Anzahl horizontaler, abwechselnd kalk- und hornartiger Schichten. Die ersteren zeichnen sich durch eine Menge sehr feiner Querkanälchen aus, in denen aber kein organischer Inhalt vorgefunden ist.

An in Essigsäure entkalkten Schalenstücken fand ich auf Querschnitten die drei von King beschriebenen Schichten. Die mittlere zeichnete sich durch gänzlichen Mangel an organischer Substanz aus, weshalb denn auch das Periostracum, das sonst von der Aussenfläche der Schalen sogar mit Gewalt nicht zu lösen ist, sich nach der Entkalkung sehr leicht von der unteren Schicht ablöst.

Die Mantelpapillen bekam ich an diesen Präparaten auf Längsschnitten zu sehen. Ihre Wand zeigte sich als eine sehr dünne, organische Membran, welcher die obengenannten runden Körperchen anlagen. Noch besser zeigte sich dies auf Querschnitten. Mit Pikro- und Boraxkarmin färbten sich die Körperchen sehr intensiv, ich glaube also nicht zu irren, wenn ich sie für Kerne von einem Plattenepithel halte, das die Wand der Querkanälchen auskleidet. Am Aussenende der Kanälchen sind die Kerne dann viel grösser und dicht auf einander gedrängt.

Welches die Bedeutung der feinen Linien am Gipfel sei, ist mir ebenso wenig wie früheren Beobachtern klar geworden. Ganz gewiss läuft das Periostracum unverändert über ihnen hin, ohne, wie Quekett und Carpenter meinten, deckelartige Scheiben zu bilden. Flimmern können also die erwähnten Gebilde nicht sein.

Sehr merkwürdig ist es, dass Morse (41), der die allerersten Mantelausläufer sich entwickeln sah, an ihrem Gipfel radiäre Streifen beobachtete, welche er als Haare deutet, weil sie bei zarter Berührung mit einem Pinsel ihre Lage und Form änderten. Wenn diese Beobachtung richtig ist, so können jene feinen Haare nicht mit den feinen Radien an den Papillen von älteren Schalen identisch sein, denn diese liegen innerhalb des Periostracums, welches sich natürlich eher als die Kalkprismenschicht bilden muss. Vielleicht hat aber Morse sich geirrt und ist die Lageveränderung der Linien nur scheinbar gewesen und auf Verschiebung seines Präparates unter dem Mikroskope zurück zu führen. Denn er beschreibt das Auftreten eines structurlosen Häutchens an der Aussenfläche der Mantellamellen, welches der Bildung der ersten Kalkstreifen und Mantelausläufer vorangeht. Diese letzteren müssten also das äussere Häutchen durchbrechen, um freie Haare an ihrem Gipfel hervortreten zu lassen.

Am freien Rande der Schalen sind die Basalflächen der Kalkprismen viel kleiner und gleichseitiger als nach dem Schlossrande zu, wie Gratiolet (21) kurz erwähnt. In dieser Richtung werden sie zuerst gestreckter, sodass sie das Bild eines Ziegeldaches oder eines Schuppenpanzers hervorrufen. Bei Terebratulina caput-serpentis und Waldheimia cranium bleibt dieses Bild dann nach hinten zu ziemlich unverändert und entspricht der Beschreibung Carpenter's. Bei Rhynchonella psittacea dagegen, und vorzüglich bei Terebratula vitrea ändert sich die Zeichnung bald. Die Contouren werden unregelmässiger, bis sie zuletzt in ein Gewirre gebrochener Linien sich auflösen.

Die äussersten Kalkprismen werden noch überragt von einem schmalen Saum der structurlosen Kalkschicht und des Periostracums. Diesen Rand hat wahrscheinlich schon Hancock gesehen, aber die Schicht, welcher derselbe angehört, hat er als das Homologon der äusseren oder prismatischen Schalenschicht der Lamellibranchier gedeutet. Es unterscheidet sich aber jene Schicht durch gänzlichen Mangel an Structur und viel geringere Dicke.

Die verschiedene Form der Prismenbasen scheint mir darauf hin zu deuten, dass die Ablagerung von Kalk an der Unterseite der Schalen nicht überall in gleicher Weise sich vollzieht. Am wachsenden Schalenrande werden neue Prismen angelegt als kleine gleichseitige Kalkscheiben. An ihrer Unterseite werden fortwährend neue Kalktheilchen aus dem Mantel angesetzt, aber am meisten nach vorn zu, wodurch die schiefe Lage der Kalksäulchen

verursacht wird. Bei Waldheimia cranium und Terebratulina caput-serpentis geschieht diese Ablagerung nun ferner fortwährend in derselben Weise, bei Rhynchonella psittacea und Terebratula vitrea ändert sie sich, bis sie ganz unregelmässig geworden ist.

Hancock sah an der Aussenseite des Mantelrandes regelmässige vieleckige Figuren, die er als die Bildungsstätten der Prismen deutet. Meiner Meinung nach sind es die Abdrücke der Prismenbasen und werden die neuen Kalktheilchen nur an ihrer Aussenseite ausgeschieden. Hancock meint, dass der Kalk in Räumen des Mantels selbst abgelagert wird und die vieleckigen Figuren die Grenzen dieser Stellen angeben. Er sagt aber nicht, ob er diese Figuren als Zellen betrachtet. Ich beobachtete keine Spur von Kernen in den genannten Vielecken. Ihre Form stimmte genau mit derjenigen der Prismenbasen überein (Taf. IX, Fig. 7 u. 9, *r. z.*).

Je nach der verschiedenen Weise, wie das spätere Wachsthum stattfindet, ist denn auch das Bild der äusseren Mantelfläche verschieden. Bei Terebratulina zeigt es überall die regelmässigen vieleckigen Figuren, nur dass diese am Rande kleiner und gleichseitiger sind als nach innen zu. Bei Terebratula vitrea hingegen verlieren sie sich vom Rande ab sehr bald.

Die Schalenperforationen sind in sehr regelmässiger Weise über die Innenfläche der Schale zerstreut. Sie stehen nämlich auf radiären Reihen in gleichen Entfernungen von einander (Taf. IX, Fig. 13, *sch. p.*). Diese Entfernungen ändern sich nicht mit dem Alter. Um dies zu beweisen, zählte ich die Querkanälchen im Felde meines Mikroskops für verschiedene Stellen an sehr jungen und sehr alten Schalen. Die Zahlen stimmten sehr genügend mit einander überein.

Weil nun kein Grund anzunehmen ist, dass neue Kanälchen sich zwischen die Kalkprismen einbohren, so muss angenommen werden, dass die Schalen der Brachiopoden gar nicht durch Intussusception wachsen[1]). Das Wachsthum geht also nur am Rande vor sich.

Auch die concentrischen Wachsthumslinien, welche an der Aussenseite vorkommen, lassen sich hiermit erklären. An der Innenfläche sind sie nämlich gar nicht zu finden. Es sind nur Abstufungen der Aussenfläche. Der Verlauf der Querkanälchen

[1]) Auf S. 107 meiner Inauguraldissertation: „Over den Bouw der Schelpen van Brachiopoden en Chitonen", steht in der 4ten These durch einen Schreibfehler: „alleen door Intussusceptie", statt „in't geheel niet door intussusceptie".

wird von ihnen gar nicht beeinträchtigt. Sie scheinen mir also darauf hinzudeuten, dass die Ablagerung neuer Kalksäulchen auf einige Zeit unterbrochen ward, während das Dickenwachsthum fortfuhr. Wenn dann jene Ablagerung von neuem anfing, kamen die erstgebildeten Kalkscheiben eine Strecke nach innen von den älteren zu liegen, an der Aussenfläche entstand also eine dem Rande parallele Abstufung.

Schwieriger gestaltet sich die Sache, wenn man das Wachsthum des kalkigen Armgerüstes verstehen will. Es ist aus den nämlichen Kalkprismen wie die Schale aufgebaut, enthält aber niemals Querkanälchen. Seine oft eigenthümlich gebogene Form macht es nothwendig anzunehmen, entweder dass es durch Intussusception wüchse, was mit Rücksicht auf die oben beschriebene Wachsthumweise der Schale nicht wahrscheinlich ist, oder dass mit einer Apposition einerseits eine Resorption andrerseits stattfinde. Die letztere Annahme wird beinahe zur Gewissheit erhoben durch die Entdeckungen Friele's über die Formveränderungen des Armgerüstes bei Waldheimia cranium (47), wo eine Resorption einzelner Theile des Kalkscelettes thatsächlich beobachtet ist.

Zu einer Erklärung der Function oder wenigstens der Bedeutung der oben beschriebenen Schalenpapillen bin ich durch meine Untersuchungen ebensowenig gekommen als frühere Beobachter. Hancock hat schon bemerkt, dass man ihnen keine grosse Bedeutung beimessen darf, weil sie bei Rhynchonella und auch bei Lingula gänzlich fehlen.

Sehr bemerkenswerth ist die Beobachtung d'Orbigny's (9), dass bei allen denjenigen Brachiopoden, welche ein verkalktes Armgerüst oder mit dem Rückenmantel verwachsene Arme besitzen, also ihre Arme nicht ausserhalb der Schale ausstrecken können, Schalenpapillen vorkommen, dass diese dagegen den Rhynchonelliden, denen ein solches Gerüst abgeht und welche auch nach den Beobachtungen Morse's (42) ihre Arme hervorstrecken können, fehlen. Diese Thatsache wäre eine grosse Stütze für die Deutung der Papillen als Athmungsorgane, wäre es nicht, dass eine Ausnahme vorlag in Spirifer, bei welchem, trotz des hochentwickelten Kalkgerüstes die Mantelausläufer ebenso wie bei Rhynchonella fehlen.

Auch King erwähnt eine Thatsache, welche die Bedeutung dieser Gebilde für den Gaswechsel zweifelhaft erscheinen lässt, die Thatsache nämlich, dass bei Crania die Ausläufer sowohl in der Bauch- wie in der Rückenschale gefunden werden, obwohl doch die Aussen-

fläche der ersteren Schale auf fremden Gegenständen festgewachsen ist, also bei dem Gasaustausche keine Rolle spielen könne.

Die oft gemachte Vergleichung der Schalenpapillen mit den Gefässausläufern im Cellulose-Mantel der Tunicaten verliert viel von ihrer Bedeutung, sobald man der Ansicht ist, dass die Hohlräume der Ersteren nicht mit Gefässen im Mantel communiziren.

Für die Deutung der Brachiopodenschalen als eine Cuticularbildung, derjenigen bei Anneliden und Arthropoden vergleichbar, (wie Morse (42) zuerst klar hervorgehoben hat) bleiben die Mantelpapillen immerhin eine Stütze. Dass die Schalen von Molluskengehäusen gründlich verschieden sind, ersieht sich wohl sofort. Schon Carpenter hat darauf hingewiesen und die meisten Forscher sind ihm darin gefolgt. Den letzten und schlagendsten Beweisgrund für diese Verschiedenheit lieferte Morse, indem er nachwies, dass die Schalen sich nicht aus einer Schalendrüse, wie die der Mollusken, sondern gleich als Platten an der Aussenfläche des Mantels entwickeln.

Die Leibeswand.

Bei der Betrachtung des Integumentes müssen wir unterscheiden zwischen der eigentlichen Leibeswand und dem Mantel. Den letzteren müssen wir aber dennoch hier hinzurechnen, da er eine Duplicatur oder Anhang der Leibeswand ist, nämlich eine sehr dünne Lamelle, die der Innenfläche der Schale innig anliegt, ja bei vielen Arten organisch mit ihr verbunden ist. Diese Lamelle besteht aus zwei Schichten, die freie Oberfläche ist nämlich bekleidet mit dem ectodermalen Epithel, der Schale zugekehrt liegt eine Bindegewebsschicht.

In diese Letztere hinein ragen verästelte Fortsätze der Leibeshöhle. Diese bergen bei den Testicardines die Geschlechtsdrüsen. Die ganze Leibeshöhle und also auch diese Fortsätze sind von einem einschichtigen peritonealen Plattenepithel ausgekleidet.

An den Stellen, wo diese Ausstülpungen sich vorfinden, besteht der Mantel nothwendiger Weise aus zwei Lamellen. Die freie, innere geht continuirlich in die vordere Leibeswand über, die der Schale anliegende äussere in die Rücken- und Bauchwand.

Was zuerst das E c t o d e r m anbelangt, so ist dies überall ein einschichtiges Epithel. Nur an einer Stelle hart unter dem Munde, wo das Centralnervensystem unmittelbar unter dem Ectoderm liegt, fand ich dieses mehrschichtig, die Zellen sehr hoch cylindrisch

(Taf. VII, Fig. 1 *e. e.*). Diese letztere Form behalten sie noch eine Strecke nach der Bauchseite hin bei (Taf. VII, Fig. 2, *e. e.*).

Die Ectodermzellen haben grosse Kerne, sind aber selbst relativ klein (*e. e*, in vielen Figuren). Ob sie mit Wimperhaaren versehen sind, kann ich nicht mit Sicherheit verneinen, weil kein frisches Material zur Untersuchung vorlag. An meinen Spiritusexemplaren war keine Spur von Cilien zu beobachten.

Auf dem Mantel wird das Epithel nach dem Mantelrande zu niedriger, am Rande selbst dagegen ist es hoch cylindrisch, vorzüglich auf der freien Falte, welche der Mantel hier bildet. In dieser Falte liegen die Randhaare eingesenkt und zwar in Follikeln des Epithels. Die Wände dieser Follikel bestehen aus einer einzigen Schicht kurzer, cylindrischer Zellen (Taf. IX, Fig. 9 u. 11).

Auch auf den Armen kommt sehr hohes Epithel vor in der von Hancock sogenannten Brachialgrube und auf den zwei diese Grube begrenzenden Wülsten. Am höchsten ist es in den Zwischenräumen der Cirrenbasen. Auf den Cirren selbst dagegen wird es wieder kubischer (Taf. VIII, Fig. 3, 5 u. 6, *e. e.*). Ob zwischen diesen hohen Cylinderzellen auch specifische Sinneszellen vorkommen, konnte ich nicht beobachten, achte es aber sehr wahrscheinlich, weil unter dem Epithel ein hoch entwickelter Nervenplexus gefunden wird (Siehe Seite 125).

Am Stiele sind die Ectodermzellen langgestreckt und schmal; nach aussen haben sie eine gewaltig dicke Cuticula abgeschieden (Tafel VIII, Fig. 8 u. 9).

Was zweitens die Bindegewebsschicht anbetrifft, so besteht diese aus einer echten Stützsubstanz zwischen den Epithelien des Ectoderms und des parietalen Mesodermes. Je nachdem es zur Stütze verschiedener Organe nöthig war, ist diese Schicht an der einen Stelle dick, an der anderen dünn, überall aber zeigt sie im Grossen und Ganzen den nämlichen Bau: eine homogene structurlose Substanz mit aufgelagerten oder eingestreuten Bindegewebszellen.

Am Mantel zum Beispiel ist diese Schicht sehr dünn und durchsichtig. Von der Oberfläche betrachtet sieht man in ihr ein Netz von sternförmigen Zellen (Taf. IX, Fig. 2, *b. z.*). Die Ausläufer dieser Zellen sind dick und scharf contourirt, sie gehen ohne Grenze in einander über. Doch scheinen sie auch noch sehr feine Aestchen zu treiben, die unter einander ein noch kleineres Maschenwerk bilden. Sehr schön sieht man diese Zellen an der Oberfläche der sogenannten Sehnen (Taf. IX, Fig. 1).

Die scharfe Umgrenzung der Zellen und ihrer mit einander verschmelzenden Ausläufer, die wenig granulirte Beschaffenheit ihres Protoplasma's und die Kürze und Dicke der Verbindungsstrahlen selbst scheinen mir zu beweisen, dass wir es hier mit Bindegewebs- und nicht mit Ganglienzellen zu thun haben. Gegen diese letztere Auffassung spricht auch, dass ein Zusammenhang mit Nerven nicht nachzuweisen war. Den besten Beweis gegen die nervöse Natur dieser Zellen findet man aber in der Vergleichung mit einem echten gangliösen Plexus, der sich in den Armen vorfindet und ganz anders beschaffen ist (Tafel VII, Fig. 9, Tafel VIII, Fig. 1, 2 u. 3).

An einzelnen Stellen findet man in der homogenen Grundsubstanz des Bindegewebes Stützfasern, so im Mantel an den Rändern der Leibeshöhlenausstülpungen. Die freien, inneren Wände dieser baumförmig verästelten Sinusse werden gestützt durch Fasern, welche vom Rande aus eine Strecke weit quer in sie hineinragen (Taf. IX, Fig. 10 u. 13). Am Rande selbst hängen diese Fasern mit einander zusammen durch seitliche Verbindungsstücke, und stützen sich wahrscheinlich an der Schale. Hancock hat diese Stützfasern als querverlaufende Muskelfasern gedeutet. Durch ihre Contraction würden sie die Leibesflüssigkeit aus den Mantelsinussen in die eigentliche Leibeshöhle treiben. Schon das Vorkommen von pflasterförmigen, verästelten Kalkkörperchen in der freien Wand der Mantelsinusse beweist, dass diese nicht contractil sein kann. Denn bei jeder Contraction würden die Körperchen zerbrochen werden. Ausserdem aber beweist die Untersuchung der genannten Fasern selbst genügend, dass sie nicht zum Muskelgewebe gehören.

Weiter kommen Stützfasern auch im Mantelrande vor. Hier laufen sie zuerst radiär dem Rande zu, biegen sich dann links oder rechts um und kreuzen sich oder verschmelzen mit einander. Dadurch bilden sie ein System von Bogen, welche den freien Rand mit seinen Haaren stützen (Taf. IX, Fig. 9). Die Fäden sind wahrscheinlich die von Hancock beschriebenen Muskeln im Mantelrande.

Bei verschiedenen Gattungen von Testicardines, so Terebratula, Terebratulina und Rhynchonella bilden die Geschlechtsdrüsen Netze an der freien Wand der Mantelsinusse. In diesem Falle kommt in der Mitte jeder Masche ein Verbindungsband zwischen Aussen- und Innenwand der Sinusse vor. Dieses Band besteht aus einer cylindrischen Masse des homogenen Stoffes und ist an der Aussenseite mit Stützfasern belegt, welche sich mit ihrem einen

Ende an die Schale anstemmen, mit ihrem anderen aber eine Strecke weit in der freien Wand ausbreiten (Taf. IX, Fig. 8). Auch diese Faserbündel hat Hancock als Muskeln gedeutet.

Alle diese Fasern sind wahrscheinlich nichts als Differenzirungen der homogenen Stützsubstanz. Sie unterscheiden sich nur von dieser durch etwas stärkere Brechung des Lichtes und grössere Imbibition mit Karmin.

Betrachtet man den Mantel (respective die Rücken- oder Bauchwand) von der Schalenseite, so sieht man die Insertionen der Schalenpapillen (ausgenommen natürlich bei Rhynchonella) als kreisrunde, scharf umschriebene Stellen (Taf. IX, Fig. 13, *sch. p.*), Oeffnungen sind es meiner Meinung nach nicht. Es ist ja auch nicht zu verstehen, wohin die Lumina der Papillen, wenn solche beständen, münden würden, ausgenommen in die Mantelsinusse, was nach Querschnitten zu urtheilen, gewiss nicht der Fall ist.

Zwischen diesen scharf umschriebenen Stellen sieht man eine feine, reticuläre Zeichnung, die schon bei der Beschreibung der Schale erwähnt, und als Abdruck der Kalkprismen gedeutet wurde. Ich kann also diese Bildung hier übergehen. Einer anderen an der Schalenfläche des Mantels muss aber hier noch gedacht werden. Es sind dies Gruppen von runden, scharf contourirten Körperchen, die sich mit Karmin stark und gleichmässig färben, daher wenig den Eindruck von Zellen machen. Die Gruppen liegen oft grade unter der Basis von Mantelpapillen, sind aber zahlreicher als diese. Nach dem Mantelrande hin wird ihre Zahl grösser, ihre Form rundlicher. Ueberaus häufig sind sie bei Terebratula, wo die einzelnen Körnchen nicht so scharf hervortreten und also das Ganze mehr den Eindruck einer grossen Zelle macht (Taf. 9, 10 u. 13, *k. m.*). Schon Carpenter sah diese Körnchenanhäufungen und sagt, dass sie ihn an Drüsensecretionen erinnerten.

Bei vielen Arten sind die Innenfläche des Mantels, die vordere Leibeswand und die Wände der Arme mit platten Kalkkörperchen wie gepflastert. Der Umriss dieser Körperchen ist sehr gezackt, die Zacken berühren sich mit ihren Spitzen, so dass ein Maschenwerk entsteht. Die Körperchen liegen unter dem ectodermalen Epithel, sie sind von Hancock beschrieben und abgebildet, und sowohl Eudes als Eugène Deslongchamps haben sie näher untersucht (28 u. 34). Es ist mir bis jetzt nicht gelungen, die Abhandlung von Eudes Deslongchamps zu Gesicht zu bekommen.

Nachdem man den Kalk in Essigsäure gelöst hat, bleibt der Umriss der Kalkkörperchen als eine scharfe Linie sichtbar, was

also zeigt, dass um jedes Körperchen eine Membran besteht. Dieser Membran liegen die Bildungszellen des Körperchens an, welche nach der Entkalkung deutlich sichtbar sind (Taf. IX, Fig. 5).

Betrachten wir jetzt die Stellen, wo die Stützsubstanz eine grössere Entwicklung erreicht. Sie befinden sich in der Umgebung des unteren Schlundganglions, in den Armen, am Stiele und in den Sehnen des grossen Schliessmuskels. An der erstgenannten Stelle schiebt sich nämlich eine Bindegewebsschicht wie ein Keil zwischen das Ganglion und das Ectoderm, so dass beide nur am oberen Rande mit einander in Berührung bleiben (Taf. VII, Fig. 1 u. 2; *a. s. s.*). Dieses Bindegewebspolster unterscheidet sich von dem meisten übrigen Mesenchym durch die faserige Beschaffenheit seiner Grundsubstanz und durch Reichthum an spindelförmigen Bindegewebszellen.

Auch zwischen Peritonealepithel und Nervensubstanz liegt eine ziemlich dicke Schicht Mesenchym, aber mit der gewöhnlichen homogenen Grundsubstanz, welche viele Hohlräume enthält (Taf. VII, Fig. 1 u. 2, *i. s. s.*).

Besonders entwickelt ist die Stützsubstanz an den Insertionsstellen der Muskeln. So heften sich die grossen Schliessmuskeln auf der Bauchseite nicht unmittelbar an die Schale an, sondern an eine Art von Sehnen, die nichts anderes sind, als zwei Streifen von Stützsubstanz, welche sich von der übrigen Mesenchymmasse bis auf eine Stelle hin losgelöst haben. Sehr klar wird dies, wenn man die hier erwähnten Theile bei Waldheimia in Betracht zieht. Bei dieser Art nämlich sind die Sehnen noch beinahe über ihre ganze Länge mit der übrigen Stützmasse verbunden und zwar gehen sie ohne Grenze in sie über (Taf. VII, Fig. 8, *seh.*). Bei anderen Arten, z. B. Terebratula vitrea, haben sie sich fast gänzlich von ihr isolirt, in derselben Weise wahrscheinlich wie die mit ihnen verbundenen Muskeln sich von der Leibeswand aus deren Cölomepithel sie sich allem Anscheine nach entwickelt haben, losgetrennt haben.

An der Stelle, wo die Sehnen mit der Leibeswand zusammenhängen, treten zwei Nerven aus dieser in sie hinüber (Taf. VII, Fig. 8, *n.* u. Taf. VIII, Fig. 4, *s. m. n.*) Der Zweck dieser Sehnen ist wahrscheinlich das Nervensystem und die Segmentalorgane, welche unmittelbar vor ihnen in der Bauchwand liegen, vor Druck bei Zusammenziehung der Schliessmuskeln zu schützen.

Auch der Stiel der Testicardines besteht, im Gegensatz zu dem gleichnamigen Organe bei Lingula, nur aus Stützsubstanz.

Er enthält dann auch nicht wie bei jenem Thiere einen centralen Kanal von einer Muskelfaserschicht umgeben.

Die den Stiel bildende Stützsubstanz ist sehr reich an sternförmigen Bindegewebszellen (Taf. VIII, Fig. 8, *b. z.*), deren Ausläufer sich, ohne zu verschmelzen, gegenseitig berühren (Fig. 8, *α*) und also ein Netzwerk bilden, in dessen Maschen die homogene Grundsubstanz abgelagert ist.

Nach Aussen wird der Stiel umgeben von einer ausserordentlich dicken, homogenen Cuticula, worin keine Querkanälchen, sondern nur eine concentrische Schichtung zu bemerken ist. Zwischen dieser und der mesenchymatischen Grundsubstanz liegt ein einschichtiges Epithel: die Epidermis. Die Zellen sind lang gestreckt und schmal, ihre Kerne selbst mit verschiedenen Farbstoffen nur sehr schwierig nachzuweisen (Taf. VIII, Fig. 8 u. 9, *e. e.*).

Dagegen färben sich die Kerne der sternförmigen Bindegewebszellen sehr intensiv. Ausser diesen Zellen fanden sich aber in der Grundsubstanz noch andere Gebilde vor, deren wahre Natur mir noch nicht klar ist. Es sind dies grosse, runde, ovale, oder lang gestreckte Körper, die in beträchtlicher Zahl in der Stützsubstanz zerstreut liegen, am meisten im äusseren Ende des Stieles dicht unterhalb des Epithels. Bei Terebratula vitrea ist der Inhalt dieser Körper feinkörnig oder schwammig, erinnert daher an Protoplasma. Er färbt sich auch nur wenig mit verschiedenen Reagentien. Oft sah ich ein stärker gefärbtes, kernartiges Körperchen in diesem Inhalte. Nach diesen Ergebnissen würde ich denn auch nicht Anstand nehmen, die Körper als besonders grosse, blasenförmige Zellen zu deuten (Taf. VIII, Fig. 8, *schw. k.*). Aber bei Waldheimia sind diese Körper völlig erfüllt mit stark lichtbrechenden, sich intensiv färbenden Körnern und erinnern sehr an die eben beschriebenen Körper im Mantel (Taf. VIII, Fig. 9, *k. m.*). Welche Bedeutung dieser Inhalt hat, darüber kann ich bis jetzt keine Vermuthung aussprechen.

In der Mitte enthält die Stützsubstanz des Stieles eine Menge längsverlaufender, paralleler Fasern (Taf. VIII, Fig. 9, *s. fa.*).

Das Dickenwachsthum des Stieles geht wahrscheinlich durch Apposition von Stützsubstanz unterhalb des Epithels vor sich. Von dem Epithel werden in dieser Substanz Zellen abgeschieden, wenigstens liessen Querschnittsbilder auf ein solches Wachsthum schliessen, denn hart unter dem Epithel liegen viel kleinere Zellen, deren kurze Ausläufer sich alle berühren (Taf. VIII, Fig. 8, *j. z.*).

Am äusseren Ende des Stieles findet man einen Kranz pa-

pillöser Fortsätze, mittelst welcher das Thier an der Unterlage befestigt sitzt. Diese Fortsätze bestehen aus denselben Schichten als der Körper des Stieles, nur ist die Cuticula gelb und glänzend, was wahrscheinlich auf eine im Leben klebrige Beschaffenheit schliessen lässt (Taf. VIII, Fig. 9, *pap.*).

Die Stützsubstanz in den Armwänden wird in dem Abschnitte über das Nervensystem beschrieben werden.

Wie aus der oben gegebenen Beschreibung der Körperwand hervorgeht, sind meine Untersuchungen von denen Hancock's sehr verschieden. Der grösste Unterschied ist, dass ich weder in der äusseren, noch in der inneren Lamelle der Körperwand, der Mantelplatten, der Mesenterien und der Sehnen das von ihm beschriebene Lacunensystem getroffen habe. Um die An- oder Abwesenheit dieses Systems zu untersuchen habe ich sowohl Flächenpräparate als Querschnitte angefertigt. Die Ersteren bekam ich durch sehr vorsichtige Ablösung des Mantels von der Schale nach Entkalkung des Letzteren durch Essigsäure. Ich färbte dann das Präparat mit Borax- oder Pikrokarmin, breitete es auf dem Objectträger aus und betrachtete es sowohl in Glycerin als in Nelkenöl. Um Querschnitte zu bekommen, wurden die gefärbten Mantelstücke nach der bekannten Methode in Paraffin eingeschlossen. In beiden Fällen bekam ich sehr klare Präparate, woran alle Verhältnisse von Zellen und Kernen wahrzunehmen waren. Aber von Lacunen mit Blutkörperchen in ihrem Lumen sah ich keine Spur.

Bei der grossen Genauigkeit, durch welche sonst die Untersuchungen Hancock's sich auszeichnen, war es mir unerklärlich, wie er zu der Annahme eines solchen complicirten Lacunensystems gekommen war, bis ich endlich in seiner Beschreibung des nämlichen Systems in den Armwandungen die Erklärung fand. Diese, und noch mehr die dazu gehörigen Bilder (vergleiche seine Taf. LVIII, Fig. 1, 2 u. 3, und LIX, Fig. 2) stimmen nämlich vollkommen mit den von mir in der Armwand gefundenen nervösen und bindegewebigen Gebilden überein. Bei der Besprechung des Nervensystems werde ich dies ausführlicher nachweisen.

Nachdem ich dies gefunden, ward es mir klar, dass Hancock auch bei der Untersuchung des Mantels und der Sehnenscheiden die Bindegewebselemente als Lacunen gedeutet hatte. Wirklich sieht das Netz der sternförmigen Bindegewebszellen einem Gefässplexus einigermaassen ähnlich. Die von ihm erwähnten Blutkörperchen sind dann wahrscheinlich die Kerne jener Zellen.

Ein Beweis für die Richtigkeit dieser Behauptung wird noch geliefert durch die Thatsache, dass Hancock die typischen Bindegewebselemente mit keinem Worte erwähnt, während seine Beschreibungen sonst durch Genauigkeit hervorragen. So beschreibt er am Mantel das kubische Epithel der freien Oberfläche, das Plattenepithel der Mantelsinusse und die Körnerhaufen und die reticuläre Zeichnung an der der Schale zugekehrten Seite, alles genau so wie es an meinen Präparaten zu sehen war. An der Stelle aber, wo ich die Bindegewebszellen beobachtete, liegt nach ihm das Lacunensystem.

Das Nervensystem.

Von Hancock ist zuerst eine ausführliche Beschreibung des Nervensystems gegeben, und diese ist mit den dazu gehörigen Bildern in alle späteren zoologischen Lehrbücher übergegangen. Auf ihn stützen sich alle Betrachtungen über die Verwandtschaftsbeziehungen der Brachiopoden, so z. B. die Behauptung Gegenbaur's, dass die Arme nicht die Homologa der Wurmtentakeln sein können, weil sie vom unteren Schlundganglion aus innervirt werden.

Bei der grossen Genauigkeit, welche die Untersuchungen Hancock's kennzeichnet, wunderte es mich sehr, zu finden, dass er das Bestehen eines oberen Schlundganglions und daraus hervorgehender Armnerven gänzlich übersehen hat. Zwei Ursachen machen dies aber erklärlich, erstens dass er das Nervensystem an einer Waldheimia untersucht hat, wo es weit schwieriger aufzufinden ist, als an der mir zu Gebote stehenden Terebratula vitrea; zweitens dass er durch die Ueberzeugung von dem Bestehen eines lacunären Blutgefässsystems in den Armen beherrscht wurde, und daher allerlei Gebilde als Verzweigungen dieses Systems deutete.

Bei dieser Sachlage wird es nothwendig, noch einmal den anatomischen Bau des ganzen Nervensystems zu beschreiben, wobei ich jedoch hervorhebe, dass die Theile unterhalb des Schlundes von Hancock sehr richtig beschrieben und abgebildet sind.

Das ganze Nervensystem liegt in der vorderen Leibeswand und zwar eingebettet in der homogenen Stützsubstanz. Am besten sieht man es daher, wenn man die Arme und den Darmkanal wegschneidet und die Leibeswand auf dem Objectträger mit der Innenseite nach oben ausbreitet (Taf. VIII, Fig. 4).

Zu beiden Seiten des Schlundes bildet die Wand zwei nach

innen vorspringende Falten, welche den Schlundring tragen. Daher kann dieser leicht der Beobachtung entgehen, denn bei der Entfernung des Darmkanals ist man sehr geneigt, zu tief zu schneiden, weil das Präparat an der Stelle der Mundöffnung immerhin dick und dadurch ziemlich undurchsichtig ist.

Bei durchfallendem Lichte sieht man unterhalb des Schlundes das Bauchganglion als eine undurchsichtige Masse liegen. Hancock beschreibt es als einen Complex von drei Ganglien: einem oberen medianen und zwei hinteren seitlichen. Diese letzteren seien an ihrem vorderen Ende mit dem medianen verbunden und ausserdem gerade hinter diesem durch eine eigene Quercommissur mit einander. An dem Flächenpräparate scheinen diese Verhältnisse auch wirklich vorzuliegen, die Betrachtung einer Serie von Querschnitten lehrt aber, dass wir es hier mit zwei continuirlichen seitlichen Anhäufungen von Ganglienzellen zu thun haben, die sowohl in dem sogenannten medianen, wie zwischen den seitlichen Knoten durch Nervenfasern mit einander verbunden sind. An der erstgenannten Stelle ist nur diese Fasermasse etwas dicker und enthält auch wirklich noch vereinzelte Ganglienzellen. Ausserdem ist das Epithel an dieser Stelle höher und das Stützgewebe dicker als weiter nach der Bauchseite. Daher rührt das obenbeschriebene Gesammtbild.

Vorne geht von dem unteren Schlundknoten beiderseits ein dicker Nerv ab, der sich unmittelbar gabelt in einen dickeren und einen dünneren Ast. Der erste ist der Nerv für die dorsale Mantelhälfte (*d. m. n.*), der andere ist die Schlundringcommissur (*comm.*). Diese letztere biegt sich um den Schlund nach oben und giebt dabei einen Ast ab, welcher, nach vorn verlaufend, sich nach der vorderen Armwand begiebt (*v. a. n.*). An ihrem vorderen Ende stand die Commissur nochmals mit diesem Seitenast in Verbindung.

An derselben Stelle wie die Schlundcommissur entspringt noch ein feiner Nervenast, welcher sich nach der anliegenden Armwand begiebt und an der Basis der Cirri verläuft (*i. a. n.*). Dieser Ast ist von Hancock erwähnt und bis jetzt als der einzige Armnerv betrachtet.

Die hinten und seitlich von den Bauchganglien entspringenden Nerven sind von Hancock genau beschrieben. Der erste grosse Ast tritt in die Sehnensubstanz der Schliessmuskeln an der Stelle, wo jene mit der Leibeswand verbunden ist. Auf Taf. VII, Fig. 8 und Taf. VIII, Fig. 4 sieht man diesen Nerven (*s. m. n.*).

In dieser Substanz läuft das Nervenpaar bis an die Bauchschale und wendet sich hier von der Vorderwand nach hinten, um den Stiel zu innerviren (nach Hancock).

Die übrigen Aeste verlaufen alle in der vorderen Leibeswand und innerviren die Bauchhälfte des Mantels. Wie auch Hancock abbildet, entspringen die seitlichen Aeste mit mehreren Wurzeln aus dem Nervenknoten. Es gehen aber nicht nur nach aussen, sondern auch nach innen Seitenäste ab, diese letzteren verzweigen sich im ventralen Mesenterium und bilden darin einen Plexus (Taf. VIII, Fig. 4, *mes. n.*).

Weiter habe ich zu Hancock's Beschreibung nur hinzuzufügen, dass die Nerven sowohl der ventralen wie der dorsalen Mantelhälfte öfters durch Seitenzweige unter sich in Verbindung treten, also eine Art Plexus bilden, welcher dem Nervenplexus der Chaetognathen sehr ähnlich sieht. Hancock beschreibt eine solche Verzweigung nur an einer Stelle der dorsalen Mantelplatte, er nennt dieses Gebilde eine Nervenschlinge (nervous loop).

Die Mantelnerven strahlen unter fortwährender Gabelung nach dem Rande aus und enden da mit solchen feinen Aestchen, dass sie zwischen dem hohen Epithel nicht zu verfolgen waren. Wahrscheinlich stehen sie hier mit der Basis der Hornhaarfollikel in Verbindung, vielleicht auch dass zwischen dem cylindrischen Epithel Sinneszellen vorkommen. Mangel an frischem Material machte es mir unmöglich, dies zu erforschen. Von einem Randnerven, wie Owen beschreibt, fand ich eben so wenig wie Hancock eine Spur.

Bis hierher stimmen meine Beobachtungen mit denen Hancock's überein. In Bezug auf die oberen Schlundknoten muss ich aber seine Beschreibung bekämpfen. Diese sind nicht, wie er sagt, zwei winzige Anschwellungen des sonst überall gleich dünnen Schlundringes. Die Seitencommissuren (*comm.*) biegen sich vor dem Schlunde nach der Leibeswand zu und gehen hier in einen Nervenstrang über, der in der Armwand verläuft und über der Mundöffnung zu einem Nervenknoten anschwillt (*s. g.*). Es bestehen also auch supra-oesophageale Armnerven und diese sind selbst weit ansehnlicher als die infra-oesophagealen. Sie verlaufen unterhalb der Epithelfalte, welche, wie bekannt, den cirrustragenden Armwulst überall begleitet, aber in der Mittellinie des Körpers nicht wie dieser an der Bauch-, sondern an der Rückenseite des Mundes herumgeht (*e. w.*).

Was den feineren Bau des Nervensystemes anbetrifft, so kann man in den Ganglienknoten Nervenzellen und Fasern unterscheiden. Die ersteren sind, wie überhaupt die meisten Zellen der Brachiopoden, sehr klein und daher schwierig zu untersuchen. Es ist mir nicht gelungen, Ausläufer an ihnen wahrzunehmen. Ihre Form ist rundlich, ihre Kerne sind ziemlich gross (Taf. VII, Fig. 1, 2 und 3, *g. z.*). Sie liegen zu beiden Seiten der Mittellinie in Gruppen, welche durch eine Commissur verbunden werden. Merkwürdig ist, dass in dieser gar keine querverlaufenden Nervenfasern nachzuweisen waren. Auf allen Schnitten zeigten sich die Fasern in der charakteristischen Form der Punktsubstanz. Ueber der ganzen Breite der Commissur findet man ausserdem Ganglienzellen.

Die Commissur nimmt bald an Querdurchmesser ab, aber bleibt noch auf vielen Schnitten als dünner Strang zwischen den seitlichen Ganglienmassen nachzuweisen. Es besteht also zwischen diesen eine ziemlich umfangreiche Platte, aus Fasern und Zellen gebildet, wie schon oben erwähnt wurde. Bei der Beschreibung des Bindegewebes in der Gegend des Nervensystems wurde bereits hervorgehoben, dass die nervösen Gewebselemente nur am oberen Rande des Nervenknotens direct unter dem ectodermalen Epithel lagen, weiter nach der Bauchseite hin aber durch eine allmählich dicker werdende Bindegewebsschicht (*a. s. s.*) davon getrennt werden.

Den Bau der sich von dieser Centralmasse abzweigenden Nervenstämme studirt man am besten an Oberflächenpräparaten des Mantels. Man sieht hier die Nerven als breite, aber sehr platte Stränge unter dem Epithel verlaufen (Taf. VII, Fig. 7). Sie sind aus einer grossen Menge von feinen Fasern zusammengesetzt, welche mehr oder weniger geschlängelt in der Längsrichtung der Nerven verlaufen. An den Fäden ist weiter nichts wahrzunehmen, auf Querschnitten zeigen sich die Nerven als fein punktirte Stellen (Taf. V, Fig. 2, *n.*). Zwischen den Fasern sieht man jedoch eigenthümliche längliche plasmatische Stellen, welche von feinkörniger Beschaffenheit sich mit Karmin leidlich färben und also vielleicht Reste von Zellen mit darin enthaltenen Kernen sind. Wahrscheinlich sind es Bindegewebszellen, ob aber auch keine Ganglienzellen darunter vorkommen, wage ich nicht zu entscheiden.

Die Stränge gabeln sich, wie gesagt, nach der Peripherie des Mantels hin wiederholt, niemals aber sah ich einzelne Fasern sich abzweigen und zum Epithel verlaufen. Wie also die Nervenendigungen beschaffen sind, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Die nervösen Elemente in den Armen bedürfen einer besonderen Beschreibung. Hierbei müssen wir zwischen den supra- und den infraoesophagealen Armnervenstämmen unterscheiden.

Die ersteren weichen in ihrem feineren Bau nicht wesentlich von den Mantelnerven ab, nur ist der Verlauf der sie zusammensetzenden Fasern etwas mehr geschlängelt und weniger regelmässig.

Aber in ihrem Umkreise liegt eine bedeutende Anzahl grosser Zellen, welche durch dickere und dünnere Ausläufer sowohl unter einander als mit den Nervenstämmen zusammenhängen (Taf. VII, Fig. 9; Taf. VIII, Fig. 1, 2 u. 3, *g. z.*). Es sind also grosse Ganglienzellen; sie haben einen deutlichen Kern, ihr Protoplasma ist feinkörnig und geht in mehrere dicke Ausläufer über. Die Verbindungsstränge mit dem Nervenstamme verlaufen gewöhnlich direct und senkrecht zu ihm (Taf. VIII, Fig. 1). Im Gegensatz zu anderen plexusbildenden Ganglienzellen sind auch die Verbindungsstränge zwischen den Zellen unter einander dick und kurz.

Nach der Seite des cirrentragenden Wulstes gehen von den supraoesophagealen Nervenstämmen viele senkrechte Aeste aus, die durch Seitenzweige unter sich in Verbindung stehen und also unter dem Epithel der Armgrube (brachial groove Hancock's) einen Plexus bilden (Taf. VIII, Fig. 2, *a. g. p.*). An den Wulst angelangt, verzweigen sie sich in seiner Substanz.

Im Verlaufe dieser Nerven und ihrer Seitenästchen sieht man viele Kerne, von Zeit zu Zeit auch multipolare Ganglienzellen, wie im Umkreise des Hauptstammes selbst.

Nach der anderen Seite des supraoesophagealen Nerven hin breiten sich die Ausläufer der Ganglienzellen und die Seitenästchen des Nerven selbst in der Armwand zu einem Plexus von kernhaltigen, feingranulirten Fasern aus (Taf. VII, Fig. 9, *a. w. p.*). Diesen Plexus findet man über der ganzen Armwand verbreitet, hart unter dem ectodermalen Epithel. Die Maschen werden aber immer grösser, je weiter sie von der Armfalte entfernt liegen.

Die Fasern dieses Plexus sind feinkörnig und enthalten ebenso wie diejenigen in der Armgrube viele Kerne. Dadurch erlangt das ganze eine gewisse Aehnlichkeit mit sternförmigen Bindegewebszellen. Nur ist die Substanz der Fasern körniger und ihr Durchmesser schmächtiger; die Kerne liegen auch nicht so regelmässig in den Mittelpunkten der Sterne, wie dies beim Bindegewebe der Fall ist.

Oefters sieht man feine Aestchen dieses Plexus sich abzweigen und verschwinden; wahrscheinlich stehen sie mit Zellen des überliegenden Epithels in Zusammenhang. Dieses ist ja in der

Armgrube und auf den sie begrenzenden Wülsten sehr hoch, ebenso wie am Mantelrande. Vielleicht enthält es Sinneszellen, Haare fand ich an meinem Spiritusmaterial nicht darauf.

Der infraoesophageale Armnerv zeigt einen von dem obenbeschriebenen des supraoesophagealen etwas verschiedenen Bau. Er ist nicht überall gleich breit, sondern bildet mehr einen in der Länge gestreckten Plexus von Nervenfasern (Taf. VIII, Fig. 2 u. 3, *i. a. n.*). Im Verlaufe dieser Fasern sieht man zahlreiche Kerne und überall gehen feine Seitenzweige ab nach der Basis der Cirri. Auch in die Stützsubstanz des Cirruswulstes dringen diese Nervenfasern durch und kommen bis in die Nähe der Ausläufer des supraoesophagealen Nerven. Wahrscheinlich stehen sie mit diesem in Verbindung, obwohl der Zusammenhang, wegen der Dicke des Präparates an dieser Stelle, nie mit Gewissheit aufgefunden wurde. Auch der infraoesophageale Armnerv steht mit vielen grossen Ganglienzellen in Zusammenhang (Taf. VIII, Fig. 3), welche in derselben Weise wie um den supraoesophagealen Nerven angeordnet sind. Bemerkenswerth ist, dass die Zahl dieser Zellen für verschiedene Stellen der Arme und auch bei verschiedenen Individuen verschieden zu sein scheint, wie aus einer Vergleichung der Fig. 2 mit Fig. 3 auf Taf. VIII erhellt.

Die eigenthümlichen Verhältnisse dieser beiden Nerven und des damit zusammenhängenden Plexus werden von Hancock gar nicht erwähnt. Betrachtet man aber das Bild, welches er von seinem „great brachial lacunary plexus" auf seiner Tafel LVIII in Fig. 1 giebt und besonders die Ansicht der ganzen Armwand von der Innenseite, welche er auf seiner Tafel LIX abbildet, so sieht man, dass an der Stelle, wo ich den supra-oesophagealen Nerven zeichne, er nur einen Kanal (von ihm „afferent brachial vessel" genannt) mit vielen senkrecht davon abgehenden Cirrenarterien gesehen hat. Bei Waldheimia nun gelang es auch mir nicht, den betreffenden Nerven deutlich wahrzunehmen, bei Terebratula aber desto besser. Wahrscheinlich hat also Hancock die Verzweigungen des Nervenplexus und auch bindegewebige Elemente der Armwand als Theile seines lacunären Blutgefässsystemes gedeutet, weil er ihren Zusammenhang mit einem Längsnerven nicht gefunden hat.

Nachdem ich diese eigenthümlichen Nervenelemente in den Armen aufgefunden hatte, ward wieder in mir die Hoffnung wach, auch im Mantel nervösen Gebilden auf die Spur zu kommen. Mit grosser Sorgfalt durchmusterte ich die Flächenpräparate vom Man-

tel der Terebratula, Terebratulina, Waldheimia und Rhynchonella. Besonders waren es die grossen zellenähnlichen Gebilde unter dem Epithel, die mich interessirten (Taf. IX, Fig. 9, 10 u. 13). Sie werden zahlreicher nach dem Mantelrande zu und zwischen den Haarfollikeln sind sie gruppenweise angehäuft. In derselben Weise angeordnet findet man sie zwischen den Wurzeln der Cirri, besonders bei Waldheimia, wo sie ihres körnigen Inhaltes wegen, die nervösen Elemente so sehr verdecken, dass diese nur schwierig aufzufinden sind.

Ich fand bei Terebratula (Taf. IX, Fig. 10, *schw. k.*) kein einziges Merkmal wegen dessen ich die betreffenden Gewebselemente als Ganglienzellen deuten könnte. Obwohl sie alle möglichen Formen haben, öfters auch die Sternform, weisen sie weder mit einander noch mit den zwischen sie hindurch verlaufenden Nerven Verbindungen auf. Ja ich glaube, dass wir es hier nicht einmal mit Zellen zu thun haben, erstens weil keine Kerne darin zu entdecken sind, aber hauptsächlich weil bei Waldheimia und Terebratulina diese Gebilde sich als Haufen frei zusammenliegender scharf contourirter Körnchen zeigen (Taf. IX, Fig. 9, *k. m.*). Bei Terebratula ist diese körnige Natur allerdings weniger ausgesprochen, aber dennoch mit Entschiedenheit nachzuweisen. Auch sind hier die Gruppen schärfer umschrieben, als wären sie von einer Membran umhüllt.

Die grösste Uebereinstimmung zeigen diese Gebilde mit den oben beschriebenen körnigen Körpern im Stiele. Diese haben ja auch bei Waldheimia mehr den Character von einfachen Körneranhäufungen (Taf. VIII, Fig. 9, *k. m.*), bei Terebratula von schwammigen Plasmamassen (Fig. 8, *schw. k.*). Ebensowenig wie im Stiele ist mir die Bedeutung dieser Elemente im Mantel klar.

Hervorgehoben verdient noch zu werden, dass die Nerven im Mantel ein von denen in den Armen verschiedenes Aussehen haben, weil ihre Fasern ganz glatt und gerade verlaufen, ohne irgendwelche Abzweigungen oder Verbindungen mit naheliegenden Elementen einzugehen. Die oben beschriebenen körnigen Gebilde sind überall gleich zahlreich, nicht um die Nerven besonders angehäuft.

Die Geschlechtsorgane.

Von der Lagerung und dem gröberen Bau der Geschlechtsorgane hat Hancock eine genügende Beschreibung und sehr schöne Abbildungen gegeben. Auch bei anderen Autoren, besonders bei

Gratiolet (21 und 26) und Lacaze-Duthiers (31) findet man darüber viele Angaben, ich brauche hier also über diese Verhältnisse nur einige kurze Notizen vorauszuschicken.

Die Geschlechtsorgane zerfallen in zwei völlig getrennte Abschnitte: die Geschlechtsdrüsen und die Ausführungsgänge. Die Letzteren sind nach dem Typus der Segmentalorgane bei Anneliden gebaut, es sind Durchbrechungen der Leibeswand, welche in der Leibeshöhle mit einem weiten Trichter anfangen, sich darauf zu einem Kanal verengern und mit einer feinen Oeffnung nach Aussen münden. Das Ganze hat also die Form einer Trompete (Taf. VIII, Fig. 4, *g. t.*). Bei allen Brachiopoden findet man ein Paar dieser Trichter, ausgenommen bei Rhynchonella, wo zwei Paare vorkommen. Die inneren trichterförmigen Mündungen werden gestützt von den Ileoparietalbändern, respective bei Rhynchonella von den Gastro- und Ileoparietalbändern.

Die Geschlechtsdrüsen sind einfach gebaute Körper, welche durch eine Falte mit der Leibeswand verbunden, frei in die Leibeshöhle hinabhängen. Bei den Ecardines liegen sie beiderseits neben und zwischen den Darmschlingen, getragen von den Ileoparietalbändern, bei den Testicardines dagegen grösstentheils in den Mantelsinussen, an einer Falte der freien oder inneren Wand derselben.

Ihre Zahl beträgt vier; bei den letztgenannten Formen findet man also in der dorsalen und ventralen Mantellamelle je ein Paar. Die Drüsen in der ventralen Platte sind bei Waldheimia doppelt, d. h. hufeisenförmig gebogen.

Bei vielen Geschlechtern, so bei Terebratula, Terebratulina und Rhynchonella bildet jede Drüse eine netzförmige Figur. In der Mitte jeder Masche kommt ein Verbindungsstrang zwischen den beiden Wänden des Mantelsinusses vor (Taf. IX, Fig. 8, *v.*). Dieser Strang enthält ein Bündel Stützfasern (s. o.).

Wie gesagt, sind die Geschlechtsdrüsen nicht unmittelbar mit ihren Ausführungsgängen verbunden. Dagegen liegt das Vorderende der Drüsen dicht in der Nähe der Trichtermündungen.

Die Geschlechtsprodukte werden in die Leibeshöhle entleert und durch die Ausführungsgänge nach aussen geschafft (Taf. VIII, Fig. 4, *ei.*).

Die Gebrüder Hertwig haben in ihrer Cölomtheorie, wie oben erwähnt, darauf hingewiesen, dass die Brachiopoden in dem Bau und der Lagerung der Geschlechtsorgane sich als echte Enterocölier kundgeben und die grössten Aehnlichkeiten mit den

nämlichen Organen der Chaetognathen aufweisen, während sie von denen der Mollusken grundverschieden seien. Sie sagen weiter, dass die Geschlechtsdrüsen höchst wahrscheinlich aus dem Epithel der Leibeshöhle ihre Entstehung nehmen, dass ihr Ursprung aber noch nicht erforscht ist. Es war also bei der Untersuchung der Brachiopoden vor allem mein Bestreben über diesen wichtigen Punct zu einiger Klarheit zu gelangen, soweit dies an ausgewachsenen Thieren möglich sein würde. Ich machte dazu Quer- und Längsschnitte durch Geschlechtsdrüsen und betrachtete ausserdem Flächenpräparate der Mantelsinusse.

Allererst ergab die Untersuchung, dass die Geschlechter der Brachiopoden getrennt sind, eine Thatsache, die bis jetzt nur von Morse (42) mit Bestimmtheit ausgesprochen war, während dagegen Hancock das entgegengesetzte vermuthet. Klare Präparate hat aber Hancock nicht gehabt, wenigstens nicht beschrieben oder abgebildet. Wahrscheinlich hat er zu schwache Vergrösserungen gebraucht, sonst würde er die Spermatozoïden gesehen haben, denn seine Umrissbilder Fig. 4 auf Taf. LVI und Fig. 7 auf Taf. LVIII sind unzweifelhaft nach Querschnitten durch Testes genommen.

In ihrer äusseren Form und Farbe sehen Ovarien und Testes sich durchaus ähnlich, nur haben die Letzteren eine etwas glättere Oberfläche.

Auch Gratiolet (21 und 26) hält die Brachiopoden für eingeschlechtig und bildet die Eier und Spermatozoïden richtig ab, glaubt aber nicht, dass die Geschlechtsprodukte in die Leibeshöhle entleert werden, sondern dass sie durch präformirte Poren der inneren Mantellamellen nach aussen gelangen.

Da die Testicardinen Brachiopoden festsitzende Thiere sind, so erhebt sich die Frage wie die Befruchtung zu Stande kommt. Dass die Spermatozoïden durch die Trichterkanäle in die Leibeshöhle der Weibchen dringen, ist unwahrscheinlich, weil die äusseren Oeffnungen der Trichter sehr fein sind und hart unter dem Mundrande gelegen, so dass die Spermatozoïden fortwährend durch den Strudel der auf diesem Rande eingepflanzten Armcirren fortgerissen und der Mundöffnung zugeführt werden würden.

Viel wahrscheinlicher ist es, dass sowohl Eier als Spermatozoïden durch die Trichter nach aussen entleert werden und die Befruchtung im Meereswasser stattfindet. Da die Brachiopoden in Kolonien dicht beisammen leben, ist für zu grossen Verlust an unbefruchteten Eiern wenig Gefahr, während die dennoch statt-

findenden Verluste vielleicht gegenüber den Vortheilen der durch die Eingeschlechtigkeit nothwendigen Kreuzung verschwinden.

Die Textur des reifen Ovariums geht aus dem Querschnitt auf Taf. VI, Fig. 1 hervor. Man sieht wie die Membran, an welcher die Drüse befestigt ist, nichts anderes ist als ein Auswuchs des Bindegewebes der inneren Mantelsinuswand. Das Epithel, welches diesen Sinus inwendig auskleidet, geht continuirlich in dasjenige dieser Membran über (*g. f.*). Die Zellen werden aber grösser, cubischer und dichter gedrängt, und nehmen bald die Form von Eizellen an.

Es besteht also keine scharfe Grenze zwischen dem Epithel der Leibeshöhle und den Eizellen. Man darf deshalb sagen, dass die Eier der Brachiopoden umgewandelte Cölomepithelzellen seien.

Am klarsten sieht man diess bei der Betrachtung der äusseren Enden der Eierstöcke (Taf. VI, Fig. 4). Hier hat sich noch keine selbständige Drüse entwickelt, sondern das Bindegewebe der Sinuswand hat nur angefangen sich zu einer Leiste zu erheben und das Epithel dieser Leiste beginnt sich zu entwickeln. Die Zellen sind grösser und höher geworden und viele haben schon eine runde Form und ein vergrössertes Keimbläschen, wodurch sie sich als junge Eizellen kundgeben. Nach der Peripherie des Mantelsinusses zu nimmt die Leiste an Höhe und Breite ab, und unterscheiden sich die Zellen weniger von dem umliegenden Epithel.

Das Ovarium selbst besteht nun aus einer Anzahl Ausstülpungen der Bindegewebslamelle, deren Oberfläche mit Eiern dicht bedeckt ist. Diese Ausbuchtungen, welche sich auf dem Querschnitte als Falten zeigen, entstehen dadurch, dass in der Mitte des Bindegewebes Spalten, respective Hohlräume entstehen, welche nach verschiedenen Seiten blinde Ausläufer treiben, deren Wände durch Bindegewebsstränge zusammengehalten werden (Taf. VI, Fig. 1, *b. z.*).

Hancock beschreibt in der Mitte der Geschlechtsdrüsen ein Blutgefäss, von ihm „genital artery“ genannt. Wie man aus der Fig. 1 auf Taf. VI sieht, ist im Ovarium von einem wirklichen Gefässe mit eigenen Wandungen nicht die Rede. Ein Hohlraum ist allerdings da, aber von unregelmässiger Form. Ebenso ist es der Fall in den Testes (Taf. V, Fig. 1 u. 2, *c. k.*). Ob diese centralen Kanäle mit Centralorganen des Kreislaufes zusammenhängen, hoffe ich später nachzuforschen.

Die Eizellen kennzeichnen sich durch ihre riesigen Keimbläs-

chen, welche meist nur an der Peripherie durch das Boraxkarmin gefärbt sind.

Sie haben meist zwei Kernkörperchen, die enganliegen und stark lichtbrechend sind. Ausser diesen nimmt man oft noch mehrere weniger lichtbrechende Kügelchen in dem gefärbten Inhalte der Eikerne wahr. Vom Boraxkarmin werden sowohl diese Körperchen als die Nucleoli stark gefärbt.

Das Protoplasma der Eizellen ist feingranulirt und zeigt keine Spur von Dotterkörnchen, die Eier sind dementsprechend auch holoblastisch, die Theilung ist sogar ganz regelmässig.

Auf den Querschnitten findet man um die meisten Eier herum einen Follikel aus einer Schicht sehr platter Zellen gebildet, deren Kerne oft als scharfgefärbte elliptische Körperchen wahrzunehmen sind (Taf. VI, Fig. 1, *f. z*). Besonders an Stellen wo die Eier losgerissen sind, findet man oft sehr deutliche Follikelzellen. Diese entwickeln sich wahrscheinlich aus dem nämlichen Epithel wie die Eizellen. Denn zwischen den jungen Eizellen sieht man oft kleinere Zellen liegen, welche den unveränderten Epithelzellen noch ähnlich sehen, aber sich schon den benachbarten Eizellen anschmiegen (*w. f. z.*). Die Follikelzellen können überhaupt nur zweierlei Ursprung haben, entweder sie gehen aus dem Keimepithel hervor oder sie wuchern aus dem unterliegenden Bindegewebe zwischen die Eizellen hinein. Die Bindegewebslamelle der Ovarialfalten ist aber, wie die Figur zeigt, so dünn, dass darin für die Entwicklung und Theilung von Follikelzellen überhaupt kein Raum ist.

Zwischen den hier beschriebenen Eizellen in ihren Follikeln nimmt man andere Körper wahr, die ihnen mehr oder weniger ähnlich sehen, aber sich von ihnen unterscheiden durch grobkörnigeren Inhalt, kleineres oder ganz fehlendes Keimbläschen und die Abwesenheit eines Follikels. Diese Körper sind in verschiedenen Grössen vorhanden, von denjenigen der grossen Eizellen an bis zu kleinsten kugelrunden Gebilden. Ebenso findet man alle Abstufungen in der Grösse des Keimbläschens (Taf. VII, Fig. 1, *r. e.*).

Ich meine in diesen Gebilden Rückbildungsstadien von Eizellen sehen zu müssen. Sicherlich entwickeln sich ja nicht alle Keimzellen zu reifen Eiern, sondern viele erreichen nur einen gewissen Ausbildungsgrad und werden dann resorbirt. Diese Resorption wird wahrscheinlich eingeleitet durch das Zugrundegehen des Follikels und des Keimbläschens, während das Protoplasma eine grobkörnige Beschaffenheit annimmt.

Darauf nimmt auch dieses an Umfang ab, bis zuletzt nur noch ein braunes, stark glänzendes Körperchen zurückbleibt. Gruppen solcher Kügelchen findet man überall an der Peripherie der Ovarien. Wahrscheinlich sind sie es, welche Hancock als braunrothe Flecke an der Oberfläche der Geschlechtsdrüsen beschreibt (man sehe seine Taf. LIII, Fig. 8, *c.*) und für die Bildungsstätten des Samens hält. Der glänzende Nucleolus bleibt bis zuletzt sichtbar.

Während also der Bau und die Entstehungsweise der Eierstöcke aus einfachen Querschnitten sofort hervorgeht, sind die männlichen Geschlechtsdrüsen nicht so leicht zu verstehen.

An einem Querschnitte durch den Hoden eines älteren Individuums sieht man bei schwacher Vergrösserung sofort dieselbe Bindegewebsfalte, welche bei den Eierstöcken die Verbindung mit der Mantellamelle darstellt. Dieses Band läuft aber frei bis in die Mitte der Drüse (Taf. V, Fig. 1 u. 2, *g. f.*). Hier bildet es einen Centralkanal (*c. k.*), von dessen Umkreise an verschiedenen Stellen Falten oder Ausstülpungen ausgehen. Um diesen herum liegt eine dicke Masse, woran eine grobkörnige innere (*sp. m. z.*) und eine sehr feinkörnige und -streifige äussere Schicht (*sp.*) zu unterscheiden sind. Die Grenze zwischen beiden ist sehr scharf.

Bei starker Vergrösserung (Taf. V, Fig. 2) sieht man, dass die Bindegewebslamelle gerade in der nämlichen Weise gebaut ist, wie bei den Eierstöcken. Sie ist nichts als ein Auswuchs des Mesenchyms, auf dem sich das Leibeshöhlenepithel ununterbrochen fortsetzt.

Dieses Epithel bleibt aber unverändert bis an den Centralkanal. Dieser ist auch hier wieder nichts als eine Lücke im Bindegewebe, welche aber grösser und regelmässiger erscheint als im Ovarium. Auch hier faltet sich die Wand der Lücke zu zahlreichen Ausbuchtungen, deren Wände durch Bindegewebsfäden zusammengehalten werden. Die Wände des Kanales und der genannten Falten sind an der Aussenseite mit einem dichten kubischen Epithel bekleidet (Taf. V, Fig. 2, *k. e.*). Die ganze umliegende Masse nun, welche in die obengenannten zwei Schichten zerfällt, betrachte ich als aus diesem Epithel hervorgegangen. Verfolgt man nämlich eine der Falten, so sieht man, wie sie zahlreiche Seitenfalten treibt. In Fig. 3 ist das Ende einer solchen primären Doppellamelle mit ihren Seitenfalten in Querschnitt abgebildet, während man in Fig. 2 bei *p. d. l.* den Anfang derselben Lamelle findet. Man sieht die Zellen immer dichter gedrängt stehen, bis zuletzt nur grosse Massen von stark gefärbten, vier-

eckigen Kernen zu unterscheiden sind. An dünnen Stellen der Querschnitte sieht man oft selbst in diesen Massen noch die ursprüngliche Lagerung in Doppelreihen (*s. d. l.*).

Die Gruppen sind also wahrscheinlich die Andeutung zahlreicher secundärer Ausstülpungen, welche von der primären (*p. d. l.*) ausgehen. Alle diese Ausbuchtungen zeigen auf dem Querschnitte das Bild von Doppellamellen. Ihr Epithel proliferirt unter beträchtlicher, relativer Vergrösserung der Kerne, so dass vom Protoplasma und von der bindegewebigen Basalmembran der Falten an reiferen Hoden nichts mehr zu sehen ist. An weniger entwickelten Drüsen tritt das bindegewebige Gerüst der Ausstülpungen noch klar zu Tage (Taf. IX, Fig. 14, *b. g.*).

Die Figuren auf Taf. V sind nach sehr reifen Hoden genommen.

Die Zellen, worin die grossen, sich stark tingirenden Kerne gelegen sind, betrachte ich als die Mutterzellen der Spermatozoïden (*sp. m. z.*).

Die äussere Schicht der Hoden besteht nämlich aus Spermatozoïden und einzelnen Zellen, deren Kerne die Grösse ihrer Köpfchen haben. Da sowohl diese Köpfchen als die Kerne sich stark färben, bekommt die ganze Schicht ein körniges Ansehen. Zwischen den Körnermassen liegen Bündel Spermatozoïdenschwänzen (*sp.*). Ich glaube zu der Annahme berechtigt zu sein, dass die Zellen der inneren Schicht sich theilen und jede der Tochterzellen sich in ein Spermatozoön umwandelt. Die Theilung muss ganz regelmässig in einer bestimmten Schicht stattfinden, sonst würde die scharfe Scheidung in eine mittlere und äussere Schicht sich nicht vorfinden.

Die Schwänze der Spermatozoïden ragen frei in die Leibeshöhle hinein; eine Membrana propria ist nicht da, ebensowenig wie beim Ovarium.

Die Entstehungsweise der Hoden ist sehr schön an ihrem peripherischen Ende, wo also das Längenwachsthum stattfindet, zu beobachten. Hier findet man in der Leibeshöhle einen einfachen Strang von durchaus neutralen Bildungszellen, ohne zwischenliegendes Bindegewebe (Taf. VI, Fig. 2, *k. z.*). Dieser Strang liegt der freien Wand des Mantelsinusses fest an, dennoch kann man in seinem Inneren eine Andeutung eines Centralkanales sehen, und eine Doppelreihe von Zellen scheint von diesem Lumen zur Sinuswand zu verlaufen. Noch mehr nach dem jungen Ende der Hoden hin ist die Masse der Bildungszellen

sehr klein, und daher der Bau der entstehenden Drüse besser zu verstehen (Taf. VI Fig. 3). Man sieht eine dünne Lamelle der Stützsubstanz der freien Sinuswand mit einer Schicht von cubischem Epithel bedeckt. Dieses Epithel wird mehrschichtig nach oben hin im Umkreise eines einfachen, centralen Hohlraumes. An der Stelle, wo die Genitalfalte an die Leibeswand anschliesst, geht das kubische Epithel in das Pleuroperitonealepithel über.

Das Bindegewebe wuchert also später zwischen diese Bildungszellen hinein und bildet die mit Keimesepithel bekleideten primären und secundären Ausstülpungen. Ein Bild dieser Entwickelungsweise bekommt man, wenn man Längsschnitte des wachsenden Endes der Hoden anfertigt (Taf. VI, Fig. 5). Man sieht hier den Centralkanal über einer gewissen Länge getroffen und viele Ausstülpungen in verschiedenen Richtungen durchschnitten. Die Zellen dieser Ausstülpungen sind noch alle gleichartig beschaffen, es sind noch neutrale Bildungszellen.

Die Spermatozoïden entstehen also wie die Eier aus einem Keimesepithel, das unmittelbar in das Epithel der Leibeshöhle übergeht.

Ich glaube nach dem Obenstehenden berechtigt zu sein, aus dem anatomischen Bau der Geschlechtsdrüsen den Schluss zu ziehen, dass die Eier und Spermatozoïden umgewandelte Zellen des Cölomepithels sind. Ohne Hülfe der Entwicklungsgeschichte konnte hier die Entstehungsweise der Geschlechtsdrüsen erforscht werden.

Das Muskelsystem.

Die Anordnung der Muskeln und der Mechanismus zum Oeffnen der Klappen sind schon öfters beschrieben, ich werde desshalb nicht näher auf diese Sachen eingehen. Auch über den mikroskopischen Bau haben wir sehr wichtige Notizen durch Hancock's Untersuchungen bekommen. Er beschreibt die Zusammensetzung der Muskeln aus langen parallelen Fasern, die nur sehr wenig unter sich zusammenhalten, und sich nach den Anheftungsstellen zu fächerförmig ausbreiten. Die Sehnen sind seiner Meinung nach ein integrirender Theil der Muskeln: er beschreibt sie als glänzend weisse, dichte, starre Gebilde, welche von Blutgefässen durchzogen werden, in denen viele Blutkörperchen enthalten

sind. Bei Waldheimia cranium fand ich von diesen Kanälen keine Spur.

Jede dickere Faser fand Hancock zusammengesetzt aus mehreren dünneren, woran, wie er sagt, die zellige Structur schön zu sehen sei. Was er damit meint, ist mir nicht klar, denn in seinen Figuren ist von Zellkern oder Plasma nichts angegeben.

Wie man aus meinen Figuren 3, 4 und 5 auf Taf. IX ersieht, fand ich an den Fasern seitlich angelagerte Muskelkerne, von einer sehr geringen Plasmamasse umgeben. Ob ein oder mehrere Kerne an jeder Faser vorkommen, konnte ich nicht entscheiden, weil die vollständige Isolirung mir nicht gelang, wohl aber sah ich, dass die Fasern die ganze Länge des Muskels erreichen. Daraus und aus dem ganzen übrigen Habitus der Fasern geht meines Erachtens hervor, dass wir es hier mit rein epithelialen Muskeln in dem Sinne der Gebrüder Hertwig zu thun haben. Die Muskeln sind wahrscheinlich aus dem Cölomepithel entstanden und haben sich nachträglich davon isolirt, bis auf ihre beiden Enden. Das eine inserirt sich an eine der Schalen, das andere an einen Auswuchs der mesenchymatischen Stützsubstanz, der sich wie der Muskel mehr oder weniger von der Leibeswand abgetrennt und also den Character einer Sehne angenommen hat.

Die Sehnen der grossen Schliessmuskeln hängen aber noch immer in einer gewissen Länge mit der Stützsubstanz der Leibeswand unmittelbar zusammen, am meisten bei Waldheimia cranium, wo sie bis an ihre Anheftungsstelle an der Bauchschale damit verbunden sind (Taf. VII, Fig. 8, *seh.*).

Sehr richtig erwähnt Hancock, dass alle Muskelfasern glatt sind, ausgenommen die der „occlusores posteriores“, welche sehr deutliche Querstreifung aufweisen (Taf. IX, Fig. 3). Diese Thatsache verdient meines Erachtens nochmals besonders betont zu werden, denn mit den hinteren Schliessmuskeln parallel und an derselben Sehnenmasse angeheftet findet man noch ein Paar Muskeln: die occlusores anteriores, welche nicht quergestreift sind. Die Zusammenziehung dieser Letzteren muss nothwendig dieselbe Wirkung wie die der Ersteren haben. Für die Schliessung der Schalen, eine für das Thier zweifelsohne hochwichtige Function, sind also zwei Paar Muskeln vorhanden, welche sich in allen Hinsichten, auch in der histologischen Beschaffenheit ihrer Fasern gleich verhalten, nur dass die des einen glatt, die des anderen quergestreift sind. Hieraus kann man wahrscheinlich den Schluss

ziehen, dass die Schale sowohl willkürlich als unwillkürlich zugeklappt werden kann.

Weiter giebt der Bau dieser Muskeln einen neuen Beweis für die von den Gebrüdern Hertwig aufgestellte Meinung, dass die Querstreifung nur eine physiologische, keine morphologische Bedeutung hat, dass also kein Grund gegen die Homologie zweier Muskeln darin gesehen werden dürfte, dass der eine quergestreift ist, der andere nicht. Denn die vorderen und hinteren Schliessmuskeln sind in allen Hinsichten gleichartig gebaut, sie zeigen beide den epithelialen Typus gleich klar und sind ohne Zweifel in derselben Weise entstanden. Sie gehören also in anatomischer Hinsicht in eine Abtheilung des Muskelgewebes, nicht in verschiedene wie die glatten und quergestreiften Muskeln der Vertebraten.

Es sollte hier eine Beschreibung der von Hancock als Kreislaufsorgane gedeuteten Bläschen und Kanäle folgen. Meine darauf sich beziehenden Präparate sind mir aber noch nicht verständlich genug, weshalb ich es vorziehe, diesen Theil meiner Untersuchungen auf eine spätere Arbeit zu verschieben.

Schlussbetrachtungen.

Wenn wir die Ergebnisse der vorhergehenden Untersuchungen über Testicardine Brachiopoden jetzt kurz zusammenfassen, so sind es folgende:

1. Die Haut ist überall mit einem einfachen einschichtigen ectodermalen Epithel bekleidet (*e. e.* in vielen Figuren).

2. Unter dem ectodermalen Epithel liegt überall eine Schicht homogener Stützsubstanz mit eingestreuten sternförmigen Bindegewebselementen, also ein Mesenchym (*s. s.* in vielen Figuren).

3. An den Ansatzstellen der Muskeln erreicht die Stützsubstanz eine grosse Volumentwicklung und giebt zu sehnenartigen Gebilden Veranlassung (Taf. VII, Fig. 8, *seh.*).

4. Der ganze Stiel besteht aus dem mesenchymatischen Stützgewebe (Taf. VIII, Fig. 8 und 9).

5. In der Mesenchymschicht liegt das Nervensystem eingebettet, nur am oberen Rande des Ganglion infraoesophageum ist es mit dem Ectoderm in Berührung (Taf. VII, Fig. 1 u. 2).

6. Das centrale Nervensystem besteht aus einem Schlundringe, woran nicht nur ein infraoesophageales Ganglienpaar, sondern auch ein ziemlich bedeutendes supraoesophageales Centrum aufzuweisen ist. Von beiden Knoten entspringen Nerven nach den Armen, die vom oberen Schlundknoten sind selbst ansehnlicher als die vom unteren (Taf. VIII, Fig. 1, 2, 3 und 4).

7. Die Nervencentra sind aus sehr kleinen Ganglienzellen und Nervenfasern aufgebaut (Taf. VII, Fig. 1, 2 u. 3), die peripherischen Nerven bestehen aus parallelen Fasern, zwischen denen Kerne von Bindegewebs- und vielleicht von Nervenzellen zu sehen sind (Taf. VII, Fig. 7).

8. Die Armnerven stehen in Verbindung mit einem gangliösen Plexus, welcher sich in der Stützsubstanz der Armwände hart unter dem ectodermalen Epithel ausbreitet und aus zwei verschiedenartigen Elementen: grossen multipolaren Ganglienzellen und dünnen, verzweigten, kernhaltigen Fäden besteht (Taf. VII, Fig. 9; Taf. VIII, Fig. 1, 2 und 3). Verband mit dem direct überliegenden Epithel war nicht mit Sicherheit nachzuweisen, aber sehr wahrscheinlich.

9. Die Leibeshöhle ist mit einem einschichtigen Plattenepithel ausgekleidet (in vielen Figuren *p. è.*).

10. Die Geschlechtsdrüsen werden getragen von Falten der Stützsubstanz, in welchen sich Hohlräume entwickeln (Taf. V, Fig. 1 und 2; Taf. VI, Fig. 1).

11. Die Geschlechtszellen sind umgebildete Zellen des peritonealen Epithels (Taf. VI, Fig. 3 und 4).

12. Die Testicardinen Brachiopoden sind getrennten Geschlechtes.

13. Die Muskeln bestehen aus parallelen, einfachen Fasern contractiler Substanz, welche beinahe nicht zusammenkittet sind und wahrscheinlich die Länge des ganzen Muskels erreichen. Ihrer Aussenseite sitzen Muskelkerne an, von einem sehr geringen körnigen Plasma umgeben. Die quergestreiften Muskeln haben in allen übrigen Hinsichten denselben Bau wie die glatten.

14. Flächen- und Dickenwachsthum der Schale geschieht nur durch Apposition, nicht durch Intussusception.

15. Das von Hancock beschriebene Lacunensystem in der Mesenchymschicht besteht nicht. Wahrscheinlich ist es das reticuläre Bindegewebe, welches dieser Forscher als ein Maschenwerk von Bluträumen gedeutet hat.

Diese Befunde geben zu einigen Schlüssen in Bezug auf die systematische Stellung und die Verwandtschaftsbeziehungen der Brachiopoden Veranlassung. Zuerst geht aus ihnen hervor, dass diese Thiere im histologischen Bau ihrer Leibeswand, ihrer Muskeln und ihrer Geschlechtsorgane völlig den Merkmalen, welche die Gebrüder Hertwig für die Enterocölier aufgestellt haben, entsprechen.

Während die Muskeln von denen der Mollusken völlig verschieden gebaut sind, steht ihrer Deutung als durchaus epithelialer Gebilde kein Umstand entgegen. Sie sind ja zusammengesetzt aus höchst einfachen, parallelen, mit seitlich angelagerten Muskelkernen versehenen Fasern, die sich über die ganze Länge des Muskels erstrecken. Die Muskeln liegen frei in der Leibeshöhle, mit ihren beiden Enden heften sie sich an die Stützsubstanz der Leibeswand an.

Trägt also das Muskelsystem alle Merkmale eines epithelialen Gebildes, so kommt dem Bindegewebe nur die Bedeutung einer Stützsubstanz zu. Es liegt, wie gesagt, zwischen ectodermalem und parietalem Epithel als eine an verschiedenen Stellen verschieden dicke Mesenchymschicht. In ihr liegt das ganze Nervensystem eingebettet, dessen Entstehung aus dem Ectoderm darum desto wahrscheinlicher ist, weil es an der Stelle, wo die grössten Nervencentren sich befinden, noch mit dem Hautepithel in Berührung ist. Auch der gangliöse Plexus in den Armen liegt unmittelbar unter dem Ectoderm.

Im Allgemeinen ist die Entwicklung der Mesenchymschicht eine sehr geringe, die meisten Körpertheile sind daher dünn und häutig.

Selbst in den Geschlechtsdrüsen tritt das bindegewebige Stroma höchst dürftig auf und dient nur zur Bildung einer Basalmembran für die Epithelfalten, deren Zellen sich in Geschlechtsprodukte umwandeln.

Die Bedeutung der Geschlechtsdrüsen als germinative Stellen des Leibeshöhlenepithels (auch ein Hauptmerkmal der Enterocölier) tritt bei den Brachiopoden mit aller gewünschten Klarheit hervor. Man kann sich kaum einen einfacheren Bau des Ovariums denken, als bei ihnen gefunden wird.

Es ist wohl überflüssig zu betonen, wie grundverschieden die Brachiopoden auch in ihrem histologischen Bau von den Mollus-

ken sind. An die Verwandtschaft dieser zwei Gruppen glauben augenblicklich auch nur noch die wenigsten Zoologen.

Von Wichtigkeit dagegen scheint es mir, hervorzuheben, wie sehr die Brachiopoden sowohl mit Hinsicht auf ihre histologischen wie auf ihre anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Merkmale den Chaetognathen ähnlich sehen. Diese Bemerkung schliesst sich also den Folgerungen Bütschli's und der Gebrüder Hertwig an, mit deren Erwähnung die geschichtliche Einleitung dieser Abhandlung endet.

Meiner Ansicht nach lässt sich beweisen, dass alle zwischen Brachiopoden und Chaetognathen bestehenden Uebereinstimmungspunkte insgesammt Hauptmerkmale der Organisation betreffen, also von überwiegender Bedeutung bei der Classification sind, während die Unterschiede sich grösstentheils aus der gänzlich verschiedenen Lebensweise erklären lassen.

Fangen wir mit dem feineren Bau an, da dieser in den vorhergehenden Seiten hauptsächlich in Betracht gezogen ist.

Wie das Ectoderm, der Darmkanal und die Leibeshöhle mit ihrer epithelialen Auskleidung bei Brachiopoden und Chaetognathen in ganz gleicher Weise entstehen, so ist auch der spätere Bau dieser Theile gleichartig. In beiden Gruppen fällt zunächst die höchst geringe Entwicklung des Bindegewebes in die Augen. Bei Chaetognathen bildet es sehr dünne Stützlamellen unter den Epithelien und nur in den sogenannten Flossen, der Kopfkappe und unter den Mundgreifhaken erreicht es eine etwas grössere Entwicklung in den darin vorkommenden Massen homogener Stützsubstanz. Zellen werden überhaupt in diesen Mesenchymschichten nicht gefunden.

Bei Brachiopoden sind an vielen Orten bedeutende Anhäufungen homogener Stützsubstanz, welcher Umstand sich aus der Umkleidung ihres Leibes mit einer Schale und allen den dadurch hervorgerufenen Eigenthümlichkeiten ihrer Organisation erklären lässt. Dennoch sind Ecto- und Entoderm an den meisten Stellen nur durch eine sehr dünne Mesenchymschicht von dem peritonealen Epithel getrennt.

In den Sehnen der Schliessmuskeln ist diese Stützsubstanz ganz zellenfrei (Taf. VII, Fig. 8, *sch.*), an anderen Stellen dagegen wie im Stiele und in der Umgegend des centralen Nervensystemes enthält sie ziemlich viele Bindegewebszellen (Taf. VIII, Fig. 8, Taf. VII, Fig. 1 u. 2). Diese Zellen sind wahrscheinlich vom Ecto-

derm oder vom Cölomepithel her eingewandert, vielleicht von beiden. Zu der letzteren Voraussetzung giebt die verschiedene Beschaffenheit der Mesenchymschicht an beiden Seiten der centralen Nervenmasse einige Veranlassung (Taf. VII, Fig. 1 u. 2).

Die einzige Differenzirung, welche diese homogene Mesenchymschicht sowohl bei Chaetognathen wie bei Brachiopoden aufweist, ist die Bildung von Stützfasern, wahrscheinlich durch Erhärtung der structurlosen Substanz entstanden. Solche Fäden findet man bei Chaetognathen in den Flossen in einer Schicht zwischen dem ectodermalen Epithel und der übrigen Stützsubstanz. Sie sehen denen der Brachiopoden so sehr ähnlich, dass man z. B. Fig. 22 auf Taf. VIII in O. Hertwig's Chaetognathen-Untersuchungen ebensowohl als ein Bild der kammförmig verästelten Stützfasern in den Seitenwänden der Mantelsinusse von Brachiopoden gebrauchen könnte (Taf. IX, Fig. 10 u. 13, *s. f.* dieser Abhandlung).

Neben dieser dürftigen Entwicklung des Bindegewebes steht die höchst einfache Beschaffenheit der Epithelien. Das Ectoderm ist beinahe überall ein einschichtiges Cylinder-, die Peritonealbekleidung ein einfaches Plattenepithel. In den Geschlechtsdrüsen entwickelt sich dieses letztere auf directem Wege zu Eizellen oder Spermatozoïden. Auch das Darmdrüsenblatt ist überall nur aus einförmigem Cylinderepithel gebildet.

Die Muskeln der Brachiopoden sind, wie gesagt, gleich denen der Chaetognathen nach dem epithelialen Typus gebaut, obwohl die Bildung von Muskelblättern durch Fältelung bei ihnen nicht auftritt. Der parallele Verlauf und die oben beschriebene histologische Beschaffenheit der einzelnen Fibrillen sind aber Beweis genug für ihre epitheliale Herkunft. Mit den contractilen Muskelzellen der Mollusken haben sie nicht die geringste Aehnlichkeit.

Auch im feineren Bau des Nervensystemes findet man Uebereinstimmung. Die Ganglienknoten sind in beiden Gruppen aus einfachen kleinen Nervenzellen und aus Nervenfasern zusammengesetzt. Die Letzteren bilden für sich allein die peripheren Bahnen, welche als einfache platte Bänder dicht unter dem Ectoderm verlaufen, wie es besonders im Mantel der Brachiopoden sehr schön zu sehen ist. Hier bilden die verschiedenen Nervenstränge auch eine Art Plexus, indem sie besonders in der Nähe ihrer Ursprungsstellen sich gabeln und wieder mit einander verschmelzen. Dieses Nervennetz gleicht dem der Chaetognathen an einigen Stellen so genau, dass man die Figuren wieder mit einander verwechseln könnte.

Wie oben beschrieben kommt auch in den Armen der Brachiopoden ein nervöser Plexus unter dem ectodermalen Epithel vor, der aber aus verästelten und unter sich zusammenhängenden Nervenzellen besteht. Ein solcher Plexus ist in der letzten Zeit bei vielen niederen Thieren mit einfacher, gallertartiger Zwischensubstanz entdeckt. Auch bei Chaetognathen findet man unter der Epidermis sternförmige Ganglienzellen in Zusammenhang mit den benachbarten Nervenstämmen.

Was die Lagerung des Nervensystemes betrifft, so liegt es bei den Chaetognathen unmittelbar unter dem Ectoderm, bei den Brachiopoden ist das untere Schlundganglion nur an einer Stelle damit in Berührung[1]). An den anderen liegt eine eigenthümlich beschaffene Bindegewebsschicht zwischen beiden (Taf. VII, Fig. 2, *a. s. s.*). Man müsste also annehmen, dass nach der Entstehung des Nervensystemes aus dem Ectoderm eine neue Gallertschicht sich auch daraus gebildet hat, vielleicht zum Schutze des unteren Schlundganglions.

Zuletzt könnte noch hervorgehoben werden, dass die Bildung von starren Hornhaaren in echten Follikeln des Ectodermes, wie sie am Mantelrande der Brachiopoden stattfindet, auch bei Chaetognathen nicht fehlt.

Diese histologischen Thatsachen, wie sie meines Wissens bis jetzt noch nicht eingehend betont waren, reihen sich den mannigfachen anatomischen und embryologischen Anknüpfungspunkten zwischen Brachiopoden und Chaetognathen an. In erster Linie kommt hier die Bildung der Leibeshöhle und ihrer Epithelbekleidung in Betracht. Dann kann auch die bei beiden reguläre Furchung und die Bildung einer Morula und einer echten embolischen Gastrula hervorgehoben werden. Hieran schliesst sich dann die Segmentation des Embryos in drei Metamere, sowie das Auftreten von Augenflecken und Gehörbläschen bei den freischwimmenden Brachiopodenlarven, wodurch diese den ausgewachsenen Chaetognathen ähnlich werden. Alle diese Momente sind in der „Cölomtheorie“ der Gebrüder Hertwig ausführlich hervorgehoben. Mit der Festheftung der Brachiopodenlarven fängt nun ein Unterschied zwischen beiden Thierformen an sich auszubilden. Dennoch bestehen auch noch zwischen den ausgebildeten Thieren erhebliche

[1]) Den oberen Schlundknoten konnte ich noch nicht auf Schnitten untersuchen. Flächenpräparate zeigten mir, dass er dem ectodermalen Epithel, welches an dieser Stelle besonders hoch ist, wenigstens sehr dicht aufliegt.

anatomische Uebereinstimmungen. Beide besitzen einen höchst symmetrischen Bau und eine geräumige Leibeshöhle. Die Segmentation in drei Metamere bleibt bei Brachiopoden auch noch im erwachsenen Zustande erhalten in der Form der Gastro- und Ileoparietalbänder, welche als Dissepimente, seien sie auch nicht ganz vollständig, zu betrachten sind. Für ihre Natur als intersegmentale Querwände spricht besonders der Umstand, dass die Trichtermündungen der Ausfuhrwege für die Fortpflanzungszellen in ihnen gelagert sind, und zwar bei Rhynchonella in beiden Paaren, bei den übrigen Brachiopoden nur in den Ileoparietalbändern.

Das zweite und dritte Metamer stehen also sowohl bei Brachiopoden wie bei Chaetognathen in Beziehung zu den Fortpflanzungsorganen. Vielleicht darf auch die Vierzahl der Geschlechtsdrüsen bei Testicardinen Brachiopoden als Beleggrund für ihre Verwandtschaft mit Chaetognathen benutzt werden. Ein Paar der Drüsen liegt in den dorsalen, das andere in den ventralen Mantelsinussen. Von diesen Hohlräumen darf man vielleicht die des Rückenmantels als Ausstülpungen des zweiten Leibeshöhlenabschnittes, die des Bauchmantels als solche des Cöloms des dritten Metameres betrachten, wodurch dann die Uebereinstimmung mit Chaetognathen noch grösser werden würde. Wahrscheinlich ist diese Deutung allerdings, aber genau nachzuweisen ist sie nicht wegen der eigenthümlichen gedrungenen Beschaffenheit des Brachiopodenkörpers und der unvollständigen Trennung der Segmente.

Jedenfalls sind die beiden Paare Geschlechtsdrüsen der Brachiopoden, soweit mir bekannt, gleicher Natur, während bei den Chaetognathen die vorderen Ovarien die hinteren Hoden sind.

Die Oviducten der Chaetognathen zeigen den Character der Segmentalorgane nicht vollständig, weil an der Innenseite keine offene Mündung zu finden ist. O. Hertwig meint aber, dass sie nur durch reifende Eier dichtgedrückt, also nicht nur ursprünglich, sondern immer anwesend sei, weil sonst nicht zu verstehen ist, wie die Eier nach aussen gelangen.

Die Vasa deferentia dagegen zeigen den genannten Typus ebenso klar wie die Ausfuhrtrichter der Brachiopoden. Sie sind von den Testes räumlich ganz getrennt und fangen mit offenen Mündungen in der Leibeshöhle des Schwanzsegmentes an. Nur in einer Hinsicht sind sowohl Vasa deferentia als Oviducten von den Geschlechtswegen der Brachiopoden verschieden, darin, dass

ihre inneren Enden nicht an den Septen zwischen den Metameren, sondern an der Leibeswand selbst liegen. Vielleicht ist dies aus der gestreckten Leibesform der Chaetognathen, in Folge dessen die Dissepimente nur sehr geringen Umfang erreichen, zu erklären.

Die Gastro- und Ileoparietalbänder stützen nicht nur die Segmentaltrichter, sondern auch den Darmkanal, und in dieser Hinsicht sind sie den Quersepten der Chaetognathen vollkommen gleich. Bei den letztgenannten Thieren hört der Darmkanal am Ende des zweiten Segmentes schon auf, auch bei Brachiopoden erreicht er das Ende der Leibeshöhle nicht, sondern endet blind oder biegt sich nach vorne um und mündet an der rechten Seite aus (Lingula). Die Verlegung des Afters nach einer Seite ist so leicht durch den Einfluss der Schale zu erklären, dass darin kein Grund gegen die Stammesverwandtschaft mit den Chaetognathen gesehen werden kann. Die Formen mit rechtsständigem Anus bilden dann den Uebergang zu denen, wo die Darmausmündung gänzlich atrophirt ist.

Bei den Chaetognathen sowohl wie bei den Brachiopoden wird der Darmkanal auch noch von Längsmembranen: dorsalen und ventralen Mesenterien, gestützt. Sie sind entstanden durch die Verwachsung der beiden Cölomsäcke, da wo deren Wände sich in der Mittellinie dorsal und ventral berühren. Bei den Chaetognathen erstrecken sich diese Membranen auch noch in das dritte oder Schwanzsegment als ein Längsseptum, das die Leibeshöhle auch darin in zwei symmetrische Hälften theilt. Bei Brachiopoden fehlt dieser Fortsatz in Uebereinstimmung mit der allgemeinen Thatsache, dass die Abschnitte der Leibeshöhle mit einander in offenster Communication stehen.

Einer der wichtigsten Gründe für die Verwandtschaft zwischen Brachiopoden und Chaetognathen ist der gleichartige Bau des Nervensystemes. Bei beiden besteht das Centralorgan aus einem Schlundringe mit einem oberen und einem unteren Ganglienpaare. Vom letzteren entspringen zwei grosse Nervenstämme, welche nach hinten verlaufen und sich mannigfach verzweigen, aber von einem leiterförmigen Bauchstrange ist keine Spur da. Das Nervensystem hat also bei beiden einen höchst einfachen unsegmentirten Typus.

Das obere Schlundganglion innervirt bei den Chaetognathen die kurzen Tentakeln, bei den Brachiopoden, wie oben verzeichnet, die Arme, vielleicht sind also diese Gebilde homolog, wie verschieden auch ihr Volum und ihre functionelle Bedeutung sein mag. Jedenfalls hat die obere Schlundganglienmasse nicht, wie

Hancock behauptet, die Gestalt zweier winzigen Anschwellungen, sondern eines medianen, gut entwickelten Knotens.

Bei den Chaetognathen werden aber ausser den Tentakeln noch ein Paar Augen und ein Paar Gehörbläschen vom Cerebralganglion innervirt. Das Fehlen dieser Sinnesorgane bei Brachiopoden kann um so weniger als eine bedeutende Verschiedenheit zwischen beiden Thiergruppen angemerkt werden, als bei den freischwimmenden Larven der Brachiopoden beide Organe wirklich vorhanden sind, und erst nach dem Anfange der Schalenentwicklung sich rückbilden.

Mit der Erwähnung der Sinnesorgane sind wir von den an beiden Gruppen gemeinsamen Merkmalen zu den Verschiedenheiten gekommen, welche sich meiner Ansicht nach meistentheils in gleicher Weise wie der eben genannte Unterschied als Folgen der Schalenbildung und der dadurch bedingten gänzlich abweichenden Lebensweise deuten lassen.

Der erste und bedeutendste Unterschied ist überhaupt die Anwesenheit einer Schale bei Brachiopoden selbst. Die Ausbildung einer verkalkten oder verhornten Cuticula auf Duplicaturen der Leibeswand kann aber schwerlich als maassgebender Grund gegen die Stammesverwandtschaft mit nacktbleibenden Thieren angesehen werden; hält man ja auch die Bryozoën für Verwandte der Würmer, die Tunicaten für solche von Amphioxus. Hier wie in manchen anderen Hinsichten kommt uns auch die Verschiedenheit zwischen E- und Testicardines zu Hülfe. Die Schale der Lingula ist in ihrem Baue so grundverschieden von der der übrigen Brachiopoden, dass man, da beide doch wohl als homologe Organe zu betrachten sind, eine höchst einfach gebaute Cuticula als die gemeinsame Grundform beider Schalen anzunehmen sich veranlasst sieht.

Ein zweiter Unterschied ist das Auftreten eines Stieles bei Brachiopoden. Wie sehr dieses Organ von secundärer Bedeutung ist, ersieht sich wieder schon aus der verschiedenen Ausbildung des Stieles bei Testi- und Ecardines. Der Stiel der letzteren enthält ja gar keine Stützsubstanz, sondern ist ein rein musculöses Bewegungsorgan mit einem centralen Hohlraume versehen; bei den ersteren dagegen ist er ein solider Bindegewebskörper, der nur zur Anheftung an fremde Gegenstände und als Ursprungsstelle für Muskeln dient.

Die Ausbildung der Schale steht in engem Causalverbande mit der Anheftung des Hinterendes an fremde Gegenstände.

Welche dieser beiden Erscheinungen die ältere ist, also die andere bedingt hat, wage ich nicht zu entscheiden, und zwar aus dem Grunde, dass bei der Larve von Lingula der Stiel sich ausbildet, während das Thier frei herumschwimmt, aber bereits mit einer Schale umkleidet ist, bei den Larven der Testicardines dagegen die Schale sich erst zu bilden anfängt, nachdem das Thier sich mit seinem Hinterende angeheftet hat. Man könnte annehmen, dass Lingula aus angewachsenen Formen hervorgegangen sei, also phylogenetisch ein festsitzendes Stadium gehabt habe, das durch abgekürzte Vererbung in der Ontogenie ausgefallen sei; aber auch könnte man sich vorstellen, dass sowohl die Testicardines wie Lingula aus frei herumschwimmenden Formen entstanden seien, an deren Körper sich durch unbekannte Bedingungen die dorsalen und ventralen, mit dicker Cuticula versehenen Hautduplicaturen entwickelt hatten. Die Testicardines entstanden dann durch die Anpassung an die angewachsene, die Ecardines durch die an die halb freie, halb festsitzende Lebensweise.

Das Fehlen des Stieles bei den frei herumschwimmenden Chaetognathen scheint mir ebensowenig wie das der Schale ein Grund gegen ihre Stammesverwandtschaft mit Brachiopoden zu sein.

Auch die Entwicklung der Arme halte ich für eine Folge der Lebensweise in einer Schale. Diese erfordert ja Apparate zum Herbeistrudeln der Nahrung. Die in der Umgegend des Mantels sich vorfindenden Tentakeln eigneten sich am meisten dazu. Die oben beschriebene Innervation der Arme durch Nerven des oberen Schlundknotens berechtigt zu ihrer Vergleichung mit Wurmtentakeln. Sie als secundäre Bildungen infolge der besonderen Lebensweise zu betrachten, dazu giebt ihre in den einzelnen Familien gänzlich verschiedene Ausbildung, noch mehr aber ihre gründliche Metamorphose während der Entwicklung Veranlassung (cf. Morse, 38, 40, 41).

Drittens ist die Ausbildung des Muskelsystemes bei Brachiopoden wahrscheinlich entstanden durch Anpassung des Hautmuskelschlauches an die dorsale und ventrale Schale. Auch bei der Betrachtung dieser Organe kommt uns ihre gänzlich verschiedene Ausbildung bei E- und Testicardines zu Hülfe. Die Muskeln Lingula's sind mit denen der Testicardines nicht zu homologisiren; bei ihrer gemeinsamen Grundform stand also das Muskelsystem wahrscheinlich auf einer viel niederen Stufe der Entwickelung, und zwar, wie Gegenbaur behauptet, auf der eines Hautmuskelschlauches. Aus diesem entstanden die Schalenmuskeln in beiden

Ordnungen durch Abtrennung einzelner Fibrillenbündel. Diesem ursprünglichen Zustande steht wahrscheinlich das einfache Muskelsystem der Chaetognathen viel näher.

Für die Einschlechtigkeit der Brachiopoden gegenüber dem Hermaphroditismus der Chaetognathen wurde eine Erklärung schon bei der Besprechung der Geschlechtsorgane versucht. Als ein Unterschied zwischen beiden Klassen ist noch das Vorkommen eigenthümlicher Anhangsdrüsen am Darmkanale der Brachiopoden zu erwähnen. Sie werden Leber genannt, sind aber nur paarige, baumförmig verästelte Ausstülpungen der Darmwand, welche mit einfachem Cylinderepithel ausgekleidet sind. Ihre Ausbildung kann vielleicht durch den Einfluss einer in Folge der Schalenbildung geänderten Nahrung erklärt werden.

Alles in Allem zeigen Brachiopoden und Chaetognathen eine so tiefgreifende Uebereinstimmung, dass ich sie als Aeste eines und desselben Thierstammes zu betrachten für nothwendig halte.

Es bliebe nach dem Vorhergehenden noch übrig, die Brachiopoden mit den Bryozoën eingehend zu vergleichen. Unsere Kenntnisse dieser letzteren Thiere sind aber bis jetzt noch nicht genügend, um von diesem Verfahren viele Resultate erwarten zu dürfen. Mir fehlte bis jetzt die Gelegenheit und das nothwendige Material zu Untersuchungen in dieser Richtung. Das Auffinden junger Larvenstadien an der Aussenseite der Schalen meiner Waldheimien in den Tagen, da ich diese Zeilen schrieb, giebt mir Hoffnung, meine Untersuchungen auch auf entwicklungsgeschichtliches Gebiet ausdehnen und besonders die von Morse gemachte Vergleichung mit Bryozoënlarven wiederholen zu können. Auch hoffe ich, Lingula in den Kreis meiner Untersuchungen zu ziehen, und überhaupt wünsche ich, dass man die vorliegende Abhandlung nur als einen anfänglichen Versuch zur Aufdeckung des feineren Baues der Brachiopoden betrachte.

Leiden, 1. October 1882.

Uebersicht der Literatur bezüglich des anatomischen Baues der Brachiopoden.

1. 1797. G. Cuvier, Mémoire sur l'anatomie de la Lingule. Bullet. de la Soc. philomat. I, 1797; Ann. du Muséum. Vol. 1, 1802; Mém. pour servir à l'hist. des Mollusques. No. 21, 1817.

2. 1834. R. Owen, On the anatomy of the Brachiopoda. Transact. of the Zool. Soc. of London. Vol. I, 1835; Ann. des Sc. Nat. Zool. III, 1835.

3. 1835. A. Quenstedt, Ueber das Oeffnen und Schliessen der Brachiopoden. Wiegmann's Arch. 1. Jahrg. Bd. II, 1835; Ann. a. Mag. of nat. Hist. Ser. II, Vol. XVI, 1855, pag. 429.

4. 1843. W. Carpenter, Report on the microscopic structure of shells. Brit. Assoc. Report, 1843.

5. 1844. W. Carpenter, Brit. Ass. Rep. 1844; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. I, Vol. XVI, 1845.

6. 1845. R. Owen, Lettre sur l'appareil de la circulation chez les Mollusques de la classe des Brachiopodes. Ann. d. Sc. Nat. 3me Sér. Zool. Tome III, 1845; l'Institut, Tome XIII, 1845.

7. 1845. C. Vogt, Anatomie der Lingula anatina. Neue Denkschr. der allgem. Schweiz. Ges. für die gesammten Naturwiss. Bd. VII, 1845.

8. 1847. W. Carpenter, Report on the microsc. struct. of shells. British Ass. Rep. 1847.

9. 1847. A. d'Orbigny, Considérations zoöl. et géol. sur les Brach. Ann. des Sc. Nat. 3me Sér. Zool. T. VIII.

10. 1847. J. Steenstrup, On Anomias stilling til Muslingerne og Terebratulerne. Skandin. Naturf. Förhandl. V, 1847; Proceed. of the Roy. Dänish Acad. 1847.

11. 1850. Quekett, Histol. Catal. of the Museum of the Roy. Coll. of Surgeons. Vol. I, Taf. XVI, Fig. 7a; Lectures on Histol. Vol. VII, p. 290.

12. 1853. T. Davidson, W. Carpenter und R. Owen,

Introd. to the classific. of Brachiopoda. Ausgabe des „British Palaeontol. Soc.“, 1853.

13. 1853. P. Gratiolet, Recherches sur l’anatomie de la Térébratule australe. Comptes Rendus, pag. 45, 1853. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. II. Ser. Vol. XIII, 1854.

14. 1854. W. Carpenter, On a peculiar arrangement of the sanguiferous system in Terebratulae and other Brachiopoda. Proc. of the Roy. Soc. of London, Vol. VII, 1854; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XIV, 1854; Neues Jahrb. für Mineral. 1855.

15. 1854. T. H. Huxley. Contributions to the anatomy of the Brachiopoda. Proc. of the Roy. Soc. of London. Vol. VII, 1854; Ann. a Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XIV; London-Edinburgh Philos. Journ. 1854.

16. 1854. O. Schmidt, Die neuesten Untersuchungen über die Brachiopoden. Zeitschr. gesammt. Naturwiss. Bd. III; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XVI, 1855, pag. 429.

17. 1855. T. H. Huxley, Note to a paper entitled: Contributions to the anatomy of the Brachiopoda. Proc. of the Roy. Soc. of London, Vol. VII; Ann. a Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XV, pag. 456, 1855; London-Edinburgh Philos. Journ. IX, pag. 395, 1855.

18. 1855. Mc. Andrew und Barret, Notes on the Brachiopoda observed in a dredging tour on the coast of Norway. Brit. Assoc. Rep. 1855; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XVI, pag. 257.

19. 1855. T. Davidson, A few remarks on the Brachiopoda. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XVI, pag. 429.

20. 1856. T. Davidson, Classification der Brachiopoda. Deutsche Uebersetzung des Nr 12 von F. A. Marshall und E. Suess.

21. 1857. P. Gratiolet, Recherches pour servir à l’histoire des Brachiopodes. 1re Monographie: Etudes anat. sur la Térébratule australe. Journ. de Conchyl. T. VI (2de Sér. T. II).

22. 1857. A. Hancock, On the organisation of the Brachiopoda. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. II, Vol. XX, pag. 141.

23. 1858. A. Hancock, On the organisation of the Brachiopoda. Phil. Transact. Vol. CXLVIII, Part II.

24. 1859. C. Semper, Reiseberichte. Zeitschr. f. wiss. Zool. Th. XI.

25. 1860. J. Mc Crady, Letter to Mr W. Stimpson on the Lingula piramidata. Amer. Journ. of Sc. and Arts. 2d Ser. Vol. XXX, Nr 88.

26. 1860. P. Gratiolet, Recherches pour servir à l’histoire

des Brachiopodes. 2[de] Monogr. Etudes anat. sur la Lingule anatine. Journ. de Conchyl. T. VIII (2[de] Sér. T. IV); Biblioth. Univ. 1860.

27. 1860. C. Moore, Modifications in the loop of the fossil Terebratula Buckmanni. The Geologist, Vol. III, 1860.

28. 1860. E. Deslongchamps, Sur la fonction des spicules calcaires renfermés dans le manteau de certaines Brachiopodes. l'Institut XXVIII, p. 421.

29. 1860. F. Müller, Beschreibung einer Brachiopodenlarve. Reichert und du Bois-Reymond's Arch.; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. III, Vol. VI.

30. 1861. F. Müller, Die Brachiopodenlarve von Santa-Catharina. 2[ter] Beitrag. Wiegmann's Arch. XXVII, Jahrg. 1861; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. III, Vol. VIII.

31. 1861. H. Lacaze-Duthiers, Histoire de la Thécidie. Ann. des Sc. Nat. 4[me] Sér. Zool. T. XV.

32. 1862. J. Macdonald, On the physiology of the pallial sinuses of the Brachiopoda. Transact. of the Linn. Soc. Vol. XXIII.

33. 1864. C. Semper, Reisebericht. Zeitschr. für wiss. Zool. Th. XIV.

34. 1865. Eudes Deslongchamps, Recherches sur l'organisation du manteau chez les Brachiopodes articulés. Mém. de la Soc. Linn. de Normandie. XIV, No. 2.

35. 1865. E. S. Morse, Classification of the Mollusca based upon the principle of Cephalization. Proc. of the Essex Inst. Salem, Massachusets, Vol. IV; Amer. Journ. of Sc. and Arts, Vol. XLII, 1866.

36. 1867. W. King, On the histology of the test of the class Palliobranchiata. Transact. of the Roy. Irish Acad. Vol. XXIV.

37. 1868. C. J. A. Meyer, On the development of the loop and septum in Terebratella. Geol. Mag. Vol. V.

38. 1869. E. S. Morse, On the early stages of Terebratulina septentrionalis. Amer. Naturalist., Sept. 1869; Amer. Journ. of Sc. and Arts, Ser. II, Vol. XLIX, 1870.

39. 1870. E. S. Morse, The Brachiopoda a division of Annelida. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. 1870; Amer. Journ. of Sc. and Arts. Ser. II, Vol. L.

40. 1871. E. S. Morse, On the early stages of Terebratulina septentrionalis. Memor. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. II, 1871; Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. IV, Vol. VII, 1871.

41. 1873. E. S. Morse, On the embryology of Terebratulina septentrionalis. Memor. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. II, 1873.

42. 1873. E. S. Morse, On the systematic position of the Brachiopoda. Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist. Vol. XV.

43. 1873. W. King, On some characters of Lingula anatina illustrating the study of fossil Palliobranchs. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. IV, Vol. XII.

44. 1873. Th. Gill, On the primary divisions of the Brachiopods. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. IV, Vol. XII.

45. 1873. E. Ray Lankester, Summary of zoölogical observations made at Naples. Ann. a. Mag. of Nat. Hist. Ser. IV, Vol. XI.

46. 1873. A. Kowalewsky, Entwicklungsgeschichte der Brachiopoda (Russisch). Protokolle der Versammlung Russischer Naturforscher zu Kasan, 1873; Deutsches Referat in Schwalbe's Jahresbericht, Bd. II, 1875.

47. 1875. H. Friele, Bidrag til Vestlandets Mollusk fauna. Christiania videnskab's Selskabets Förhandlinger, 1875.

48. 1877. H. Friele, The development of the skeleton in the genus Waldheimia. Archiv. for Mathem. og Naturvidenskab. Christiania 1877.

49. 1877. Hérouard, Sur les courants de nutrition des Brachiopodes. Journal de Conchyl. 1877.

50. 1877. T. Davidson, What is a Brachiopod? Geol. Mag. 1877; Annales Malacol. Belges, X; Journ. de conchyl. XXV.

51. 1877. E. S. Morse (Ueber Gehörbläschen bei Lingula), Americ. Journ. of Sc. and Arts, Ser. III, Vol. XV, pag. 156.

52. 1877. E. S. Morse (Ueber Rhynchonella), Americ. Journ. of Sc. and Arts, Ser. III, Vol. XVII, pag. 257; Journal of Microsc. Sc. II, pag. 302.

53. 1878. W. K. Brooks, On the development of Lingula. Chesapeake Zoöl. Labor. scientific results of the session 1878; Arch. de Zoöl. expér. et génér. T. VIII, 1879—1880.

54. 1880. T. Davidson, Report on the Brachiopoda dredged by H. M. S. Challenger, during the years 1873—1876. In „the Voyage of H. M. S. Challenger".

55. 1882. J. F. van Bemmelen, Over den Bouw der Schelpen van Brachiopoden en Chitonen. Inaug. Dissert. Leiden.

Tafelerklärung.

Die stark vergrösserten Figuren sind alle mit Objectiv *E* von Zeiss, die mässig vergrösserten mit Objectiv ¼ *Inch* von Beck oder *D* von Zeiss gezeichnet, die Details aber meist bei starker Vergrösserung eingetragen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

a. g. p. nervöser Plexus in der Armgrube.
a. m. l. äussere (an der Schale anliegende) Lamelle des Mantels.
a. s. s. äussere Stützsubstanzschicht in der vorderen Leibeswand.
a. w. Armwand.
a. w. p. nervöser Plexus der Armwand.
b. g. Bindegewebe.
bl. Bläschen an der Genitalfalte (accessorisches Herz Hancock's).
b. z. Bindegewebszelle.
ci. Cirri.
ci. k. Kanal in der Achse der Cirri.
c. k. Centralkanal der Geschlechtsdrüsen.
co. e. Cölomepithel.
co. e. k. Kerne des Cölomepithels.
comm. Schlundcommissur.
c. p. nervöser Plexus zwischen den Basen der Cirri.
cu. Cuticula.
c. w. cirrentragender Wulst.
d. l. w. dorsale Leibeswand.
d. mes. dorsales Mesenterium.
d. m n. dorsaler Mantelnerv.
dr. t. e. drüsiges Trichterepithel.
e. e. ectodermales Epithel.
e. f. Epithelfalte.
ei. Eizellen.
e. w. Epithelwülste.
fr. tr. freie Trichterlamellen.

f. z. Follikelzellen.
g. f. Genitalfalte.
g. i. Ganglion infraoesophageum.
g. s. Ganglion supraoesophageum.
g. t. Genitaltrichter.
g. z. Ganglienzellen.
ha. Haare im Mantelrande.
i. a. n. vom Infraoesophagealganglion entspringender Armnerv.
il. p. b. Ileoparietalband.
i. m. l. Innere (oder freie) Mantellamelle.
i. s. s. Innere Stützsubstanzschicht der vorderen Leibeswand.
j. z. junge Zellen.
k. e. Keimesepithel.
k. k. Kalkkörperchen.
k. m. Körnermassen.
m. Muskelfasern.
m. s. Mantelsinus.
n. Nerven.
n. f. Nervenfasern.
oes. Oesophagus.
ov. Ovarium.
pap. Papillen am Stielende.
pr. d. l. primäre Doppellamellen der Keimzellen.
r. e. in Rückbildung begriffene Eizellen.
r. z. reticuläre Zeichnung an der Schalenfläche des Mantels.
s. a. n. vom supraoesophagealen Ganglion entspringende Armnerven.
sch. p. Schalenpapillen.
schl. m. Schliessmuskeln.
schw. k. schwämmige Körper in der Stützsubstanz bei Terebratula vitrea.
s. d. l. secundäre Doppellamelle der Keimzellen.
seh. Sehnen.
s. fa. Stützfasern.
s. m. n. Schliessmuskelnerv.
sp. Spermatozoïden.
sp. m. z. Spermatozoïdenmutterzellen.
s. s. Stützsubstanz.
te. Testes.
v. Verbindungen zwischen äusserer und innerer Mantellamelle.
v. a. n. vordere Armnerven.
v. a. w. vordere Armwand.

v. l. w. vordere Leibeswand.
v. m. ventrales Mesenterium.
v. m. n. ventrale Mantelnerven.
w. f. z. werdende Follikelzellen.
z. g. zuführendes Gefäss (?) im Inneren der Cirri.

Tafel V.

Fig. 1. Querschnitt durch einen sehr reifen Hoden und die ihn tragende freie Wand des Mantelsinusses von Waldheimia cranium, schwach vergrössert. Die äussere Schicht (der Spermatozoïden) erscheint zart gestreift, die innere (der Spermatozoïdmutterzellen) feinkörnig; die scharfe Grenze zwischen beiden ist sehr klar, auch die Vertheilung der inneren Schicht in Gruppen, von welchen jede um einer seitlichen Ausbuchtung der Genitalfalte gelagert ist.

Fig. 2. Ein Theil des in Fig. 1 dargestellten Querschnittes, stark vergrössert. Von den Spermatozoïdmutterzellen sind meist nur die stark gefärbten Kerne zu sehen, an einzelnen Stellen aber (α) auch noch etwas Protoplasma. Das bindegewebige Stroma der Genitalfalte ist auf ein Minimum reducirt (vergleiche Fig. 14 auf Taf. IX), dennoch ist die ursprüngliche Gruppirung der Keimzellen in primären und secundären Doppellamellen (*p. d. l.* und *s. d. l.*) hier und da noch deutlich zu sehen.

Fig. 3. Das peripherische Ende einer primären Doppellamelle von Keimzellen des Hodengewebes mit den daraus hervorgehenden seitlichen Ausstülpungen und umlagert von der Spermatozoïdenschicht; sich anschliessend an die mit * bezeichnete Stelle der Fig. 2.

(Für den Bau des Hodens vergleiche man auch die Figuren 13 und 14 auf Taf. IX.)

Tafel VI.

Fig. 1. Querschnitt durch ein reifes Ovarium von Waldheimia cranium, mässig vergrössert. Von dem ventralen Mantelsinus, worin das Ovarium gelagert ist, sind die innere und die äussere Wand theilweise in der Figur dargestellt, ebenso die diese Wände verbindende Bindegewebsfalte, welche den Mantelsinus in zwei Hälften trennt, deren jede einen Ast des hufeisenförmigen Ovariums enthält. In der Figur ist nur eine Hälfte abgebildet.

Das Bindegewebsgerüst der Genitalfalte tritt hier und da sehr deutlich zu Tage. An einzelnen Stellen ist die Follikelmembran zerrissen, so dass die Follikelzellen frei herabhängen (α). An den freien

Enden der eitragenden Falten sind verschiedene Rückbildungsstadien der Eizellen angehäuft (*r. e.*), solche, worin das Keimbläschen noch sichtbar, und andere, wo nur das Kernkörperchen übrig geblieben ist.

An der linken Seite sieht man den freien Gipfel einer Ausstülpung, deren Zusammenhang mit der Genitalfalte auf weiter in der Serie gelegenen Schnitten aufzufinden war.

Fig. 2. Querschnitt durch einen Mantelsinus auf der Höhe des vorderen, fortwachsenden Endes eines Hodens von Waldheimia cranium in der Nähe des schon ausgebildeten Theiles (stark vergrössert). Die Keimzellen bilden schon ein mehrere Lagen dickes Polster um den Centralkanal, so dass dieser beinahe dichtgedrückt ist, sind aber noch durchaus gleichartig. Auch die Genitalfalte ist so sehr gegen die Wand des Mantelsinusses angedrückt, dass sie nur sehr schwierig aufzufinden ist. (Boraxkarmin-Präparat.)

Fig. 3. Querschnitt durch das äusserste Ende desselben Hodens, dem auch die vorige Figur entnommen ist. Die Keimzellen sind nur erst sehr wenig entwickelt, daher sind Centralkanal und Genitalfalte deutlich zu sehen und die Grenze zwischen dem Epithel der Leibeshöhle und den Keimzellen ist nicht scharf.

Fig. 4. Flächenansicht des vorderen fortwachsenden Endes eines Ovariums von Waldheimia cranium, mässig vergrössert (Boraxkarminpräparat). An der oberen Seite der Figur sind die sich entwickelnden Eizellen sichtbar, an der unteren ist das Epithel der Genitalfalte noch durchaus indifferent. Zu beiden Seiten sind die Kerne des Cölomepithels eingezeichnet.

Fig. 5. Längsschnitt durch das vordere fortwachsende Ende eines Hodens von Waldheimia cranium, stark vergrössert (Boraxkarminpräparat). Der Genitalkanal ist über einer gewissen Länge aufgeschnitten, an anderen Stellen sind schon Ausstülpungen mit mehrschichtiger Zellenauskleidung getroffen. Alle Zellen sind aber einander noch durchaus ähnlich und indifferent.

Tafel VII.

Fig. 1. Querschnitt durch den oberen Theil der Bauchwand mit dem darin liegenden unteren Schlundganglion von Waldheimia cranium, zur Hälfte abgebildet, stark vergrössert (Boraxkarminpräparat). Die seitlichen Ganglienknoten und die sie verbindende Commissur liegen unmittelbar unter dem hier mehrschichtigen Hautepithel. Der Commissur entlang finden sich mehrere Ganglienzellen.

Fig. 2. Querschnitt aus derselben Serie wie Fig. 1, mehr dem unteren Ende des Nervencentrums zu. Zwischen dem hohen aber

einschichtigen Ectoderm-Epithel und der Commissur liegt eine streifige Bindegewebsmasse.

Die seitlichen Ganglienknoten sind kleiner als in der vorigen Figur, die Commissur ist dünner und die Zahl der ihr anliegenden, zerstreuten Ganglienzellen geringer.

Fig. 3. Eine sehr dünne Stelle eines Querschnittes durch einen der infraoesophagealen Ganglienknoten, aus derselben Serie wie Fig. 1 und 2. (Immersion No. 9 von Leitz.)

Fig. 4. Querschnitt durch den Mantel und einen darin verlaufenden grossen Mantelnerven von Waldheimia cranium nahe an seinem Ursprunge, starke Vergrösserung.

Fig. 5. Querschnitt aus derselben Serie wie Fig. 4, weiter der Peripherie des Mantels zu. Der Nerv hat sich eben gegabelt.

Fig. 6. Flächenansicht eines Mantelnerven von Waldheimia cranium (starke Vergrösserung).

Fig. 7. Flächenansicht eines Mantelnerven von Terebratula vitrea, in der Nähe seines Ursprunges (starke Vergrösserung, Obj. *F* von Zeiss, Boraxkarminpräparat). Man sieht wie in Fig. 6 viele Kerne und feinkörnige Stellen, von denen aber nicht zu entscheiden ist, ob es nervöse oder bindegewebige Elemente sind.

Fig. 8. Querschnitt durch die Bauchwand mit der unteren Schlundnervenmasse von Waldheimia cranium, aus derselben Serie wie Fig. 1, 2 und 3, aber sehr weit nach der Bauchseite hin (mittlere Vergrösserung). Von der Commissur sind nur noch Spuren zu sehen, so dass äussere und innere Bindegewebsschicht sich stellenweise berühren. Die seitlichen Nervenstränge, welche noch viele Ganglienzellen enthalten, liegen in einem Hohlraume der Stützsubstanz eingebettet, worin sie bis an die Bauchschale verlaufen. Zur linken Seite geht ein Nerv nach der vorderen Bauchwand und weiter zur ventralen Mantellamelle ab. Die Sehnen der Schliessmuskeln gehen an dieser Stelle ohne Grenze in die Mesenchymschicht der Bauchwand über.

Fig. 9. Ein Stück der entkalkten Armwand von Terebratula vitrea von innen gesehen (Essigsäure-Boraxkarminpräparat, stark vergrössert). Links liegt der vom Ganglion infraoesophageum entspringende Armnerv, der unterhalb der Epithelfalte des Armwulstes verläuft. Rechts liegt der mit diesem Nerven zusammenhängende Plexus, der sich in der ganzen Armwand dicht unter dem Ectoderm-Epithel ausbreitet. Nach links entspringen vom Nerven viele Zweige, die sich unterhalb der Armgrube verästeln.

Tafel VIII.

Fig. 1. Derselbe Armnerv wie in Fig. 9 auf Taf. VII noch stärker vergrössert. Man sieht die grossen Ganglienzellen, welche mit ihm zusammenhangen und sowohl seitwärts wie über und unter ihm liegen. (Um sie in der Figur darzustellen, müsste bei verschiedener Einstellung gezeichnet werden).

Fig. 2. Der die sogenannte Armgrube tragende Theil der entkalkten Armwand von Terebratula vitrea, von der Aussenseite gesehen, nachdem der cirrentragende Wulst und die Epithelfalte so tief wie möglich abgeschnitten sind. Die Stellen, wo sie mit der Armwand zusammenhingen, sind mit verschiedenen Schattirungen angegeben, welche zugleich die grössere Dicke des Präparates an diesen Stellen andeuten. (Bei starker Vergrösserung auf dem halben Maassstabe gezeichnet, Essigsäure-Boraxkarminpräparat). Ob Verband zwischen den Seitenästen des supra- und infraoesophagealen Nerven besteht, war wegen der Dicke des Präparates nicht zu entscheiden. Die Cirruswurzeln stehen in zwei Reihen, zwischen ihnen verzweigen sich die Ausläufer des infraoesophagealen Nerven.

Fig. 3. Der cirrentragende Armwulst von Terebratula vitrea entkalkt, flach ausgebreitet und von der Aussenseite gesehen. Man sieht die Wurzeln der äusseren Cirrenreihe und den quer darüber verlaufenden infraoesophagealen Nerven. Von der inneren Cirrenreihe, welche also tiefer liegt, ist der Umriss eines Cirrus mit feinen Linien eingezeichnet, von drei anderen nur die frei hervorragenden Theile. Dagegen ist zwischen den Basen zweier Cirri der äusseren Reihe der betreffende Theil des brachialen Nervenplexus eingezeichnet. Dieser enthält bei dem vorliegenden Exemplare viel mehr Zellen als bei dem, welchem Fig. 2 entnommen ist. Die Uebergänge der Nervenzweige in die Muskeln der Cirren waren nicht zu erforschen. Das Ectoderm-Epithel ist zwischen den Basen der Cirren besonders hoch und mit grossen Kernen versehen.

Fig. 4. Die vordere Leibeswand einer weiblichen Terebratula vitrea entkalkt und nach Entfernung des Armapparates, des Darmkanales und der anhängenden Schliessmuskeln auf dem Objectträger flach ausgebreitet, und von der Innenseite bei schwacher Vergrösserung betrachtet. Man sieht das centrale Nervensystem mit der Schlundcommissur (*comm.*) und dem oberen und unteren Schlundknotenpaare (*g. s.* und *g. i.*); die von diesen Centra entspringenden oberen, unteren und vorderen Armnerven (*s. a. n., i. a. n., v. a. n.*) und die Mantelnerven (*d. m. n., v. m. n.*). Unter der Mundöffnung hindurch verläuft der cirrentragende Wulst (*c. w.*)

über ihr die damit parallele Epithelfalte (*e.f.*); beide sind so nahe wie möglich an der Armwand abgeschnitten, um das Präparat durchsichtiger zu machen. Oberhalb des Ganglion supraoesophageum sieht man beiderseits die Communicationsöffnung der grossen Armkanäle mit der Leibeshöhle.

Von dem durchschnittenen Schlunde aus verlaufen in der Medianlinie die ebenfalls abgeschnittenen dorsalen und ventralen Mesenterien nach oben und unten, in der Figur ist also nur ihre Einpflanzungslinie zu sehen. Zu dieser wenden sich einige feine Nervenfasern, welche sich in die Mesenterialmembran verzweigen. Auch in dem Raume zwischen dem Vorderrande des unteren Schlundknotens und dem Hinterrande des Oesophagus, wo sich sehr regelmässige bogenförmige Linien von erhöhten Epithelzellen finden, verzweigen sich einige feine Nervenästchen. Seitlich vom unteren Schlundnervencentrum sieht man den von reifen Eiern gefüllten Geschlechtstrichter, dessen innere Mündung vom Ileoparietalbande, das vom Darme losgeschnitten ist, gestützt wird. Dieses Band setzt sich fort in der Genitalfalte, welche Eizellen in verschiedenen Stadien der Entwicklung trägt und an ihrem Anfange das dickwandige Bläschen zeigt, das von Hancock als accessorisches Herz gedeutet wird.

Fig. 5. Die eine Hälfte eines längsdurchschnittenen Cirrus von Terebratula vitrea, von der Innenseite gesehen (nach Essigsäure-Boraxkarmin- oder Methylgrün-Präparaten, starke Vergrösserung). Die homogene Stützsubstanz umschliesst einen Kanal, worin einerseits ein Bündel Muskelfasern verläuft und dessen Lumen von der Länge nach gestreckten Epithelzellen ausgekleidet ist. Ausserdem findet man innerhalb dieses Kanales einen unregelmässigen Strang, der durch feine Fasern mit der Wand in Verbindung steht und in einer gewissen Entfernung des freien Cirrusendes aufhört. Wahrscheinlich ist er das zuführende Gefäss Hancock's.

Fig. 6. Querschnitt eines Cirrus von Rhynchonella psittacea, sehr nahe an der Einpflanzungsstelle genommen (Boraxkarmin, starke Vergrösserung).

Innerhalb des Cylinders von homogener Stützsubstanz sieht man ringsum die querdurchschnittenen Muskelfasern, welche also hier noch nicht wie weiter nach dem freien Ende zu (Fig. 5), nur an einer Seite des Cirruskanales liegen. Von der Wand des sogenannten zuführenden Gefässes sind Spuren sichtbar. Das ectodermale Epithel ist an der einen Seite viel höher als an der anderen.

Fig. 7. Die Wand des grossen Armkanales von Terebratula vitrea, von der Innenseite gesehen (Essigsäure, Boraxkarmin; starke

Vergrösserung), um die streifige Beschaffenheit der Stützsubstanz zu zeigen. Die Streifen verlaufen der Länge des Kanales nach und machen den Eindruck von parallelen Bindegewebsfasern. An ihrer inneren Oberfläche sieht man das mesodermale Epithel, welches den Armkanal auskleidet. Die Umrisse der zahlreichen in der Stützsubstanz befindlichen Kalkkörperchen, welche auch nach der Entkalkung deutlich sichtbar bleiben, sind nicht eingezeichnet.

Fig. 8. Ein Theil eines Querschnittes durch den Stiel von Terebratula vitrea (Boraxkarmin, starke Vergrösserung). Dem Mittelpunkte des Querschnittes zu mehrt sich die Zahl der grossen plasmatischen Körper, dagegen wird die der sternförmigen Bindegewebszellen geringer, statt ihrer sieht man die Querschnitte zahlreicher Längsfasern. Hart unter dem Ectoderm-Epithel sind die Bindegewebszellen kleiner und einfacher, wahrscheinlich sind sie erst kürzlich aus diesem Epithel entstanden, wie auch die plasmatischen Körper welche oft in dem Epithel eingesenkt liegen.

Die sternförmigen Mesenchymzellen gehen nicht wie an anderen Orten (vergleiche Fig. 1 und 2 auf Taf. IX) unmittelbar in einander über, sondern sind scharf gegen einander abgegrenzt (α).

Fig. 9. Längsschnitt durch das distale Ende des Stieles von Waldheimia cranium (Boraxkarmin, schwache Vergrösserung). Die Cuticula ist an der Stelle, wo der Stiel an fremden Gegenständen angewachsen war, besonders dicht, und mit glänzenden, papillenförmigen Anhängen (*pap.*), deren Substanz eine oberflächliche parallele Streifung und eine körnige Axe aufweist, besetzt.

In der Stützsubstanz des Stieles selbst sind die bei dieser Art stark körnigen, fraglichen Körper und die Längsfasern sehr häufig, die sternförmigen Bindegewebszellen dagegen sehr spärlich vertreten. Der schwachen Vergrösserung wegen sind die letzteren nicht eingezeichnet.

Die Cuticula zeigt eine Längsstreifung, welche an einzelnen Stellen zu einer Faserung sich steigert.

Tafel IX.

Fig. 1. Oberflächenansicht einer Schliessmuskelsehne von Terebratula vitrea (ungefärbtes Glycerinpräparat, starke Vergr.). Unterhalb des Cölomepithels, dessen Kerne als kleine Kreise eingezeichnet sind, und oberhalb der längsgestreiften Sehnenmasse zeigt sich ein Maschenwerk von sternförmigen Bindegewebszellen, deren Kerne nur hier und da wahrzunehmen waren und deren Ausläufer ohne Grenze in einander übergehen. An der linken Seite der Figur sieht man,

wie diese Zellen sich um den daselbt dargestellten freien Rand der Sehne herumlegen.

Fig. 2. Sternförmige Bindegewebszellen in der Wand eines Mantelsinusses von Waldheimia cranium (Essigsäure, Boraxkarmin; starke Vergr.) Die Wand ist mit ihrer inneren Fläche dem Beobachter zugekehrt, die Kerne des Cölomepithels sind eingetragen.

Fig. 3. Kerntragender Theil quergestreifter Muskelfasern aus den hinteren Schliessmuskeln von Terebratula vitrea (Boraxkarmin; starke Vergr.).

Fig. 4. Einpflanzungsstelle einiger Fasern eines vorderen Schliessmuskels von Terebratula vitrea auf der diesem zugehörigen Sehne (ungefärbtes Glycerinpräparat; starke Vergr.).

Fig. 5. Kerntragender Theil glatter Muskelfasern von Waldheimia cranium (starke Vergr.). Die Fasern haben verschiedenen Durchmesser, dennoch zeigten die dickeren keinen Aufbau aus dünneren.

Fig. 6. Umrisse eines entkalkten Kalkkörperchens aus der Armwand von Terebratula vitrea (Essigsäure, Boraxkarmin; starke Vergr.), die doppelt contourirte Membran und die darauf befindlichen Bildungszellen zeigend.

Fig. 7. Die den Basen der Schalenprismen entsprechenden Figuren auf der äusseren Oberfläche des Mantelrandes bei Terebratula vitrea (Boraxkarmin; starke Vergr.). Der Inhalt dieser Figuren ist feingranulirt, wie weiter man sich von dem Rande entfernt, desto undeutlicher wird er und desto unregelmässiger wird der Mosaïk.

Fig. 8. Ein Stück aus der Mitte eines einen Eierstock enthaltenden Mantelsinusses von Terebratula vitrea von der äusseren (der Schale anliegenden) Seite bei schwacher Vergrösserung dargestellt, um die Stützfasern in den Verbindungssträngen zwischen den beiden Sinuswänden und die Verzweigung der Genitalfalte zu zeigen.

Fig. 9. Ein Stück des Mantelrandes von Waldheimia cranium, von der äusseren Fläche gesehen (Boraxkarmin; starke Vergr.). Die Follikel der Randhaare und die zahlreich angehäuften körnigen Körper sind in der Stützsubstanz sichtbar. Die hellen und dunklen Nuancen der Figur deuten die grössere oder geringere Durchsichtigkeit des Präparates an, welche hauptsächlich von der verschiedenen Höhe und Breite der die innere Mantelfläche auskleidenden Ectodermzellen bedingt wird. Von diesen Zellen sind nur diejenigen am oberen freien Rande eingezeichnet, welche sich durch ihre Höhe und papillöse Anordnung auszeichnen. Auf der über diesen Rand hinausragenden Stützsubstanz sind einige Schalenpapillen bewahrt geblieben,

von anderen sieht man nur die Einpflanzungsstellen. Diese und der von den Basen der Schalenprismen bedingte Mosaïk sind der Klarheit wegen nur an diesem oberen Rande der Figur eingetragen, sie kommen aber über der ganzen äusseren Mantelfläche vor. Auch die sternförmigen Zellen der Mesenchymschicht, welche gerade im Mantelrande sehr stark vertreten sind, wurden aus demselben Grunde nicht dargestellt.

Die Stützfasern verdicken sich nach dem Rande hin und biegen sich mit ihrem oberen Ende der äusseren Oberfläche zu, um sich an die Schale zu stützen.

Fig. 10. Ein Theil des Mantels von Terebratula vitrea von der Schalenfläche gesehen, um die Stützfasern in der freien Wand der Mantelsinusse und die eigenthümlichen zellenähnlichen Körper in der Mesenchymschicht zu zeigen. Die Letzteren liegen sowohl in der inneren als in der äusseren Wand des Mantelsinusses. Nur die rechte Hälfte des Sinuskanales ist in die Figur aufgenommen (Essigsäure, Boraxkarmin; mittlere Vergr.).

Fig. 11. Querschnitt durch den Mantelrand von Rhynchonella psittacea, an einer Stelle, wo ein Haar darin eingesenkt ist. Auch ein Zweig eines Mantelsinusses mit dem jungen Ende einer Genitalfalte sind quer durchschnitten (Pikrokarmin; mittl. Vergr.).

Fig. 12. Horizontalschnitt durch einen Geschlechtstrichter von Waldheimia cranium (Boraxkarmin; mittl. Vergr.). Der Trichterkanal ist in seiner ganzen Länge getroffen, die Oeffnung nach aussen jedoch nicht. Das Ileoparietalband ist nahe an seinem Uebergange in die freie Lamelle des Trichters abgeschnitten. Auf der freien Oberfläche des Epithels im sogenannten drüsigen Theile des Genitaltrichters fand sich im Präparate eine Schicht vor, welche wahrscheinlich die Reste einer Flimmerbekleidung enthielt, in der Figur aber der Unsicherheit wegen ausgelassen ist.

Fig. 13. Der mediane Theil der rechten Hälfte des Rückenmantels und der vorderen Leibeswand von Waldheimia cranium, von der Rückenseite bei schwacher Vergrösserung betrachtet, besonders um die Lagerung des Hodens im Mantelsinus darzulegen. Von den Formbestandtheilen des Mantels sind nur die zellenähnlichen Körnchengruppen und die sehr regelmässig angeordneten Insertionsstellen der Schalenpapillen eingetragen [1]).

---

[1]) Die durch feine Punkte angedeuteten Insertionsstellen der Schalenpapillen stehen auf Reihen, nicht unregelmässig zerstreut, wie es in der Figur fälschlich vorgestellt wird, und finden sich natürlich nur auf der äusseren Mantellamelle, nicht auf der vorderen Leibeswand (*v. l. w.*).

Fig. 14. Ein Theil eines Querschnittes durch einen Hoden von Waldheimia cranium (Boraxkarmin; mittl. Vergr.). Diese Drüse unterscheidet sich von der auf Taf. V vorgestellten vornehmlich durch grössere Entwicklung des Bindegewebes in den primären und secundären Doppellamellen (querdurchschnittene Ausstülpungen) der Genitalfalte. An einigen Stellen (α) zeigen sich Theile dieser Falte von der Oberfläche gesehen. Wahrscheinlich ist dieser Hoden weniger reif als der auf Taf. V dargestellte.

Ueber den Einfluss
des
sonnigen oder schattigen Standortes
auf die
Ausbildung der Laubblätter.

Von

E. Stahl.

Hierzu Tafel X.

Einleitung.

Die Structur der Laubblätter der meisten Pflanzen weist, je nach dem sonnigen oder schattigen Standorte, welchem sie entnommen sind, sehr erhebliche Verschiedenheiten auf. Es ist die Aufgabe dieser Abhandlung, diese letzteren an mehreren Beispielen genauer zu verfolgen, sowie auf einige Beziehungen zwischen Structur und Funktion der Blattorgane hinzuweisen. Seit der Veröffentlichung einer ersten Mittheilung über diesen Gegenstand [1]) sind drei hier einschlägige Arbeiten erschienen. Haberlandt in seiner „Vergleichenden Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen [2])" gelangt zu der Ansicht, dass das Licht den anatomischen Bau fast gar nicht, in hohem Grade aber die Anordnung des Assimilationssystems beeinflusse. Pick [3]) dagegen schliesst sich in seiner ersten Arbeit

---

[1]) E. Stahl, Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Botanische Zeitung 1880 Nr. 51.

[2]) Separatabdruck aus Pringsheim's Jahrbüchern, Bd. XIII, Heft I. Berlin 1881.

[3]) Pick: I. Beiträge zur Kenntniss des assimilirenden Gewebes

meinen eigenen Anschauungen an. Ich setze hier die Bekanntschaft mit den Arbeiten der beiden genannten Forscher voraus; auch theile ich die zum Theil schon seit längerer Zeit niedergeschriebene Arbeit in der ursprünglichen Form mit, um nur hie und da auf die eben citirten Abhandlungen hinzuweisen.

Veranlasst wurden meine Untersuchungen durch eine frühere Arbeit[1]), als deren Fortsetzung sie betrachtet werden können. Beim Studium der Gestalt- und Ortsveränderungen der Chlorophyllkörner unter dem Einfluss von verschieden starkem Lichte drängte sich mir die Frage auf, ob nicht zwischen diesen physiologisch bedeutsamen Erscheinungen und der Blattstructur selbst nähere Beziehungen aufzudecken sein möchten. Als Untersuchungsobjecte benutzte ich vorwiegend die Blätter unserer Laubbäume, deren Assimilationsparenchym aus zwei verschiedenen Zelltypen zusammengesetzt ist. Die einen Zellen sind mit ihrem grössten Längsdurchmesser senkrecht zur Blattfläche orientirt und bilden das bekannte Palissadenparenchym. Die anderen, von im Uebrigen verschiedener Gestalt, haben die gemeinsame Eigenschaft, in der Richtung der Blattfläche ihre grösste Ausdehnung zu zeigen. Im Gegensatze zu den Palissadenzellen ist also bei diesen flachen Schwammparenchymzellen der zur Blattfläche senkrechte Durchmesser der geringste.

In den horizontalen Blättern nimmt, wie bekannt, das Palissadenparenchym die Oberseite, das flache Parenchym die Unterseite des Blattquerschnittes ein. In verticalen Blättern und Phyllodien finden wir dagegen das Palissadenparenchym ungefähr gleich stark auf beiden Blattseiten entwickelt. Ein intermediäres Verhalten tritt bei den Blättern auf, deren Fläche zwischen wagerechter und lothrechter Lage schwankt.

Die Palissadenzellen nehmen also immer diejenigen Blattpartieen ein, welche unmittelbar vom Lichte getroffen werden; die flachen Schwammzellen befinden sich in ihrem Schatten.

Den Zusammenhang zwischen diesen anatomischen Verhältnissen und den Erscheinungen der Gestalt- und Ortsveränderungen der Chlorophyllkörner aufzudecken, ist die Aufgabe folgender Zeilen.

---

armlaubiger Pflanzen. Bonn 1881. II. Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes. Bot. Centralblatt 1882, Bd. IX, Nr. 10/11.

[1]) E. Stahl, Ueber den Einfluss der Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Bot. Zeitg. 1880.

In den flachen Schwammzellen sind die Chlorophyllkörner einer zweifachen Vertheilung fähig. Bei schwächerer Beleuchtung bedecken sie die der Blattfläche parallelen Wandpartieen: sie zeigen, der Lichtquelle gegenüber, Flächenstellung. Intensives Licht veranlasst die Körner auf die zur Blattlamina senkrechten Wandstrecken hinüberzuwandern, an welchen sie die Profilstellung finden[2]).

In den Palissadenzellen dagegen ist eine solche ausgiebige Wanderung nicht möglich. Sowohl bei schwacher als bei starker Beleuchtung finden wir die Körner in der Profilstelluug. Wenn diese letzteren durch grösseres oder geringeres Hineinragen in das Zelllumen allerdings auch hier verschieden grosse Lichtmengen aufzufangen vermögen, so besteht nichts destoweniger ein scharfer Gegensatz zwischen den beiden oben genannten Zelltypen.

Die Chlorophyllkörner der Palissadenzellen empfangen das Licht von erster Hand; die der Schwammzellen dagegen werden nur noch von den, durch Absorption in den oberen Zellschichten geschwächten Strahlen getroffen. Durch die in den Schwammzellen mögliche Flächenstellung wird aber dieser Nachtheil bis zu einem gewissen Grade wieder ausgeglichen, da die Körner der Lichtquelle eine grössere Oberfläche zu bieten vermögen als die in der oben angedeuteten Hinsicht bevorzugten Palissadenzellen.

Der Palissadentypus bietet für dickere Blätter zugleich den Vortheil, dass, selbst bei schwächerer Beleuchtung, die tiefer liegenden Parenchymlagen noch gewisse Lichtmengen empfangen,

---

[1]) Ich theile hier einen instructiven Versuch als Nachtrag zu meiner früheren Arbeit über Chlorophyllwanderung mit: Wird ein Schattenblatt z. B. vom Hollunder senkrecht zur Oberfläche vom Sonnenlicht getroffen, so tritt bald das durch Chlorophyllwanderung bedingte Erblassen ein. Am bleichsten erscheint das Blatt, wenn man es eben in derselben Richtung betrachtet, in welcher es von den Sonnenstrahlen getroffen worden war. Dreht man das Blatt langsam, so dass seine Fläche unter immer spitzerem Winkel gesehen wird, so nimmt der Contrast zwischen den besonnten und nicht besonnten Stellen allmälig ab, um schliesslich ganz zu verschwinden.

Der Grund dieses Verhaltens ist leicht einzusehen. An den beschatteten Stellen nehmen die Körner Flächenstellung, an den besonnten Profilstellung ein: durch die verschiedene Stellung der Körner werden die Kontraste bedingt; so bald man nun das Blatt neigt, werden beiderlei Körner in intermediären Stellungen gesehen werden, bis schliesslich in einer gewissen Lage fast alle Körner eine gleichgrosse Fläche dem Beobachter entgegenkehren, wodurch dann die Contraste aufgehoben werden.

da die Strahlen, um zu ihnen zu gelangen, durch das zur Blattfläche senkrecht orientirte Lumen der Palissadenzellen passiren können. Bei directer Besonnung des Blattes werden zuerst die Körner der Palissadenzellen getroffen, welche schon so wie so die intensivem Lichte entsprechende Profilstellung inne haben; die Körner der tiefer gelegenen Schwammzellen aber werden, wenn das zu ihnen gelangende Licht eine gewisse Intensität erreicht oder überschreitet, die Flächenstellung mit der Profilstellung vertauschen.

In den flachen Parenchymzellen veranlasst also jede intensive Beleuchtung eine, jedenfalls mit Kraftaufwand verbundene, Umlagerung der Körner, in den Palissadenzellen dagegen meist nur eine geringe Gestaltveränderung. Diese Ueberlegung macht uns, in Verbindung mit dem oben Gesagten, begreiflich, warum wir die flachen Zellen vorwiegend an minder stark beleuchteten Orten antreffen, sei es dass sie wie bei vielen Moosen, Farnprothallien u. s. w. zu einfachen Zelllagen verbunden an schattigen Orten vorkommen, sei es dass sie im Gewebe mehrschichtiger Laubblätter von höher liegenden Zellagen bedeckt sind: Die Palissadenzellen sind die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenere Zellform.

Aus einer vergleichenden Betrachtung verschiedener Einzelfälle muss sich die Richtigkeit oder Unzulänglichkeit der hier mitgetheilten Ansicht ergeben. Dass wir es hier, wie in allen ähnlichen Fällen, nicht mit einem unumstösslichen Gesetz, sondern bloss mit einer Ausnahmen zulassenden Regel zu thun haben, braucht hier wohl kaum weiter hervorgehoben zu werden.

Es giebt nämlich zahlreiche Pflanzen, namentlich Monocotylen, die des Palissadenparenchyms durchaus entbehren. Die Betrachtung solcher Fälle, im Verein mit dem Umstande, dass die hier zu schildernden Structurverschiedenheiten von Sonnen- und Schattenblättern Haberlandt nicht bekannt waren, veranlassten denselben, dem Einfluss des Lichtes auf die Structurverhältnisse der Blätter nicht die gehörige Bedeutung beizulegen.

Areschoug[1]) auf Grund seiner vergleichenden Untersuchungen der Blattstructur bei verschiedenen und unter ungleich-

---

[1]) Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Structur der Blattorgane. Engler's Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie.

artigen äusseren Verhältnissen lebenden Pflanzen gelangt zu folgender Ansicht über die Bedeutung des Palissaden- und Schwammparenchyms. Dieses letztere betrachtet er als das eigentliche transpiratorische Gewebe, welches besonders starke Ausbildung zeige bei Pflanzen feuchter Klimate; wenn aber die localen oder klimatischen Verhältnisse eine lebhafte Transpiration nachtheilig machen sollten, wird diese moderirt durch das Auftreten eines Palissadenparenchyms. Dass diese Ansicht mit der von mir vertretenen nicht in Widerspruch steht, sondern mit derselben sich recht wohl vereinbaren lässt, wird sich in dem weiteren Verlaufe dieser Abhandlung zeigen.

Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms bei Sonnen- und Schattenblättern.

Es ist eine altbekannte Thatsache, dass die Pflanzenarten in ihren Ansprüchen auf Beleuchtung sich höchst verschieden verhalten. Die einen begehren ungeschwächtes Tageslicht; andere wieder gedeihen nur im Schatten; viele Arten endlich sind in Bezug auf Beleuchtungsstärke weniger wählerisch; wir treffen dieselben ebensowohl an sonnigen als an schattigen Standorten. Der Grund dieses verschiedenen Verhaltens ist in zahlreichen Fällen aus den sichtbaren Structurverhältnissen zu begreifen.

Schattenpflanzen. Oxalis acetosella ist eine Pflanze, welche in unseren Wäldern ganz vorwiegend an dunkeln, schattigen Orten gedeiht. Wird durch Abschlagen der Bäume die Schatten und Feuchtigkeit spendende Decke entfernt, so sehen wir die gefalteten, nach abwärts geschlagenen Blätter alsbald kränkeln; die Pflanze geht ein oder führt nur ein kümmerliches Dasein. — Das Mesophyll ist zusammengesetzt aus drei Zelllagen, von denen die beiden untersten aus flachen Sternzellen bestehen, welche durch lange Arme mit einander verbunden sind. An die Epidermis der Oberseite grenzen trichterförmige Zellen, die wir mit Haberlandt als Trichterzellen bezeichnen wollen. In diesen Trichterzellen nehmen die Chlorophyllkörner eine zwischen Profil- und Flächenstellung intermediäre Lage ein, während in den Schwammzellen sowohl Flächen- als Profilstellung möglich ist. Ein grosser Theil des Blattinneren ist durch die Intercellularräume eingenommen. Dies der Bau des Parenchyms an schattigen Standorten; kaum verschieden ist derselbe bei denjenigen Blättern, die sich bei intensiverer Beleuchtung entwickelt haben: die Blätter sind wenig

plastisch, sie behalten auch unter den veränderten Bedingungen die dem schattigen Standorte angepasste Structur bei.

Ganz ähnlich verhält sich Epimedium alpinum. An schattigen Orten erreichen die Foliola eine beträchtliche Flächenausdehnung. Alle fünf Schichten des Diachyms sind zu flachen Schwammzellen ausgebildet: die Lufträume sind sehr stark entwickelt. An sonnigen Stellen sind die Foliola nicht horizontal ausgebreitet, sondern durch stärkere Verlängerung der Stieloberseite in eine verticale Lage gebracht. Die Flächenentwickelung ist eine viel geringere; das missfarbige Aussehen deutet auf einen krankhaften Zustand. Die innere Structur weicht von der der Schattenblätter nur unerheblich ab: die Zellen der verschiedenen Schichten sind weniger in die Fläche ausgedehnt, zur Bildung von Palissadenzellen kommt es hier nicht. Auch die Blattdicke, welche bei den gleich zu besprechenden Pflanzen so erhebliche Schwankungen aufweist, ist nur wenig verschieden.

Pflanzen, die sowohl schattigen als sonnigen Standort ertragen können.

Im Gegensatze zu den genannten Schattenpflanzen finden wir bei der Mehrzahl der Dicotylenblätter ein weitgehendes Anpassungsvermögen, das sich sowohl in der schwankenden Blattgrösse als in der veränderlichen inneren Structur offenbart. Ich greife hier bloss einige der auffallendsten Beispiele heraus.

Wohl keiner unserer Waldbäume ist im Stande sich so verschiedenen Beleuchtungsbedingungen anzubequemen als die Buche. Sie gedeiht sowohl an sonnigen Standorten als im tiefen Waldesschatten. In Buchenhochwäldern, in deren dichtem Schatten ausser wenigen Moosen kaum andere grüne Pflanzen mehr gedeihen, vermögen junge Buchenpflanzen jahrelang ein kümmerliches Dasein zu fristen. Die sämmtlich horizontal gestellten Aestchen dieser Pflanzen sind mit ebenfalls wagerecht gestellten zarten durchsichtigen Blättchen versehen, die in ihrer Textur ganz erheblich von den derben Blättern besonnter Zweige abweichen. Dieselben Extreme können wir an den Blättern eines und desselben Baumes je nach ihrer Stellung an besonnten oder beschatteten Trieben wahrnehmen.

Ausser durch ihre Grösse unterscheiden sich die Schattenblätter von den Sonnenblättern durch ihre zartere Structur. So betrug bei zwei unter extremen Beleuchtungsbedingungen erwachsenen Blättern die Dicke des Sonnenblattes das dreifache derjeni-

gen des Schattenblattes (Fig. 1 u. 2). Betrachtet man die Querschnitte solcher Blätter, so würde man kaum glauben, die gleichnamigen Organe einer und derselben Pflanzenart vor sich zu haben.

Im Sonnenblatt ist beinahe sämmtliches Assimilationsparenchym als Palissadengewebe ausgebildet. An die Epidermis der Blattoberseite grenzt zunächst eine Schicht äusserst enger und hoher Palissadenzellen; es folgen weiter nach innen noch eine oder zwei Lagen ähnlicher Zellen, wie denn auch an die Oberhaut der Blattunterseite eine Palissadenschicht grenzt.

Nur wenige Zellen des Blattinneren zeigen eine der Blattfläche parallele Ausdehnung; die überwiegende Mehrzahl der Chlorophyllkörner bedeckt die zur Blattfläche senkrechten Wände; verhältnissmässig nur wenige vermögen ihre Lage zu verändern — Flächenstellung mit Profilstellung umzutauschen.

Das Schattenblatt besteht dagegen ganz vorwiegend aus flachen Sternzellen, die, wie die Flächenansicht zeigt (Fig. 2*b*), mit ihren verlängerten Armen verbunden wird. Die Zellen der obersten Zellschichten allein zeigen eine sich an die der Palissadenzellen annähernde Form: sie sind zu Trichterzellen ausgebildet. Hier nimmt ein Theil der Körner Profil-, der andere eine zwischen Profil- und Flächenstellung intermediäre Lage ein. In allen übrigen Zellen können die Chlorophyllkörner beiderlei Stellungen zum Lichteinfall einnehmen.

Die Betrachtung der beiden Blattquerschnitte lehrt uns ausserdem, dass die Häute der Oberhautzellen verschiedene Dicke und die Intercellularräume verschiedene Grösse erreichen, ein Punkt, auf welchen noch weiter unten zurückzukommen sein wird.

Zwischen den beiden Extremen, welche in Fig. 1 u. 2 dargestellt sind, kommen, je nach der Helligkeit der Standorte, alle denkbaren Mittelstufen vor. In Blättern, welche wie das in Fig. 1 abgebildete an sehr sonnigen Orten zur Entwickelung gelangt sind und deren Spreite nicht horizontal, sondern schief aufstrebend orientirt sind, finden wir das Palissadengewebe auch auf der Unterseite entwickelt. Werden die Blätter noch vom vollen Tageslichte, aber in Folge ihrer horizontalen Lage nur auf ihrer Oberseite getroffen (Fig. 3), so finden wir die an die Oberhaut der Blattunterseite stossenden Zellen zu mehr oder weniger flachen Zellen ausgebildet, die dann bei den exquisiten Schattenblättern ihre grösste Flächenentwickelung erreichen.

Die Blätter der Buche liefern eines der besten Beispiele der Anpassungsfähigkeit an die Beleuchtungsbedingungen, die dem

Assimilationsparenchym der Laubblätter innewohnt und die bei allen unseren Laubbäumen, sowie auch bei den meisten Kräutern in mehr oder weniger erheblichem Grade ausgeprägt ist[1]): An sonnigen Standorten stärkere Entwickelung des Pallisadengewebes, an schattigen stärkere Ausbildung des Schwammparenchyms.

Es wird kaum nöthig sein hervorzuheben, dass die Blätter verschiedener Pflanzenarten, die gleichzeitig an demselben Standorte, also unter ähnlichen Beleuchtungsbedingungen zur Entwickelung gelangt sind, nichtsdestoweniger in der relativen Ausbildung der beiden Gewebearten erheblich von einander abweichen können. So zeigen namentlich die wintergrünen Blätter selbst in sehr schattiger Lage noch eine relativ starke Ausbildung des Palissadengewebes. Besonders instructiv war mir in dieser Beziehung das Verhalten zweier unserer Vacciniumarten — der Heidelbeere (V. myrtillus) und der Preisselbeere (V. vitis idaea). —

Bei der Heidelbeere sind die Verschiedenheiten zwischen Sonnen- und Schattenblatt sehr ausgeprägt. Die Schattenblätter haben nicht selten eine dreimal grössere Fläche als die Sonnenblätter, zumal an solchen Standorten, wo sie noch von ausreichenden Lichtmengen getroffen werden. Ist den Pflanzen das Licht zu kärglich zugemessen, wie z. B. in sehr dichten Fichtenbeständen, so werden äusserst winzige Blättchen erzeugt, die aber in Bezug auf innere Structur mit den grossen Schattenblättern übereinstimmen. Die Dicke des Querschnitts ist je nach dem Standort sehr verschieden. Sonnenblätter verhielten sich zu Schattenblättern wie 1 zu 0,6. Unter ähnlichen Verhältnissen schwanken die Blätter der Preisselbeere auch ganz erheblich in Bezug auf Dicke und Flächentwickelung des Blattes. (Verhältniss der Dicke von Sonnen- zu Schattenblatt wie 1 zu 0,6, also ganz wie bei der Preisselbeere) — Trotzdem fand ich bei der Preisselbeere in Schattenblättern immer noch drei Zelllagen zu Palissadenzellen entwickelt, während bei der Heidelbeere nur die Zellen der obersten Lage zu Trichterzellen, alle übrigen zu flachen Sternzellen ausgebildet waren. Auch bei den übrigen einheimischen wintergrünen Gewächsen, wie Ilex aquifolium, Vinca minor, Pirolaarten fand ich selbst an sehr schattigen Orten immer noch ein verhältnissmässig kräftig entwickeltes Palissadenparenchym. Offenbar werden an die langlebigen Blätter der immergrünen Ge-

---

[1]) Mehrere Beispiele liefert Pick in seiner zweiten Abhandlung.

wächse noch andere Ansprüche — grössere Festigkeit, Widerstand gegen Frost — gemacht, welche eine so weit gehende Accomodation an die Beleuchtungsverhältnisse, wie bei den im Herbst abfallenden Blättern, nicht gestatten.

Es ist längst bekannt, dass in den Blättern, welche eine verticale Lage einnehmen, sowohl die Epidermis als auch das Assimilationsparenchym auf beiden Seiten eine ungefähr gleiche Ausbildung erleiden. Im Allgemeinen nimmt die Gleichmässigkeit zu in dem Maasse, als die Lage der Blätter sich der verticalen nähert, sei es nun, dass diese Lage durch Torsion des Blattstieles oder einfach durch Aufwärtskrümmung des Blattstiels oder der Blattbasis erreicht werde. Bei manchen Pflanzen, wie bei Eucalyptus globulus[1]) geht diese Aenderung der Blattorientirung und gleichzeitig der inneren Structur unter gleich bleibenden äusseren Bedingungen, aus rein inneren Ursachen, vor sich. Die jugendlichen Blätter nehmen eine horizontale Lage ein, die älteren werden durch Torsion des Blattstiels in die verticale Lage gebracht. Bei zahlreichen anderen Pflanzen dagegen hängt es einzig von den Beleuchtungsbedingungen ab, die während der Entfaltung herrschen, ob ein gegebenes Blatt die verticale oder die horizontale Lage einnehmen wird. Ein exquisites Beispiel für dieses Verhalten bietet Lactuca scariola, deren Blätter je nach den Beleuchtungsbedingungen horizontal oder vertical orientirt sind. In den verticalen Blättern, die wir an sonnigen Orten antreffen, ist fast sämmtliches Assimilationsparenchym zu Palissadengewebe ausgebildet (Fig. 4). Zwischen Ober- und Unterseite bestehen nur ganz unerhebliche Unterschiede[2]). In Fig. 5 ist ein einem schattigen Standorte entnommenes wagerecht orientirtes Blatt dargestellt. Die Zellen der obersten Parenchymschicht sind isodiametrisch; das Sternparenchym ist reichlich entwickelt. In horizontalen Blättern, welche nur auf ihrer Oberseite vom intensiven Lichte getroffen werden, ist das Palissadenparenchym nur auf dieser Seite vorhanden.

Die Erscheinung, dass Blätter, welche in horizontaler Lage Palissadenzellen nur auf der Oberseite aufweisen, solche auch auf der Unterseite ausbilden, wenn durch Torsion oder einfach durch Aufwärtskrümmung der Basis oder des Stieles die wagerechte Lage aufgegeben wird, ist so verbreitet, dass es überflüssig ist, weitere Beispiele anzuführen.

---

[1]) Siehe Magnus, Referat in Bot. Ztg. 1876. p. 309.

[2]) Siehe auch Pick II. p 441.

Die Fähigkeit der Blätter, sich an verschiedene Beleuchtungsverhältnisse anzupassen, ist eine je nach den einzelnen Arten sehr wechselnde. Sehr plastisch sind die Blätter der Buche und anderer Laubbäume, bei welchen nicht selten im dichten Schatten die Palissadenzellen auf die Trichterzellen reduzirt sind und alles übrige Assimilationsgewebe aus flachen Sternzellen besteht, so dass die Structur im Wesentlichen derjenigen ächter Schattenpflanzen, wie Oxalis gleichkommt; während andere Sonnenpflanzen ihre Structur nur wenig zu ändern vermögen und daher auch von schattigen Orten ausgeschlossen sind. Hierher werden namentlich Pflanzen aus sonnigen trockenen Climaten zu zählen sein. Genauere Untersuchungen hierüber liegen mir jedoch zur Zeit nicht vor.

Palissadenzellen und Schwammparenchymzellen sind, wie aus dem obigen hervorgeht, Gewebeelemente, die sich gegenseitig vertreten können und deren Ausbildung bis zu einem gewissen Grade von äusseren Ursachen bestimmt wird. Die vergleichende Untersuchung der Sonnen- und Schattenblätter hat den oben ausgesprochenen Satz, dass die Palissadenzellen die für starke Lichtintensitäten, die flachen Schwammzellen die für geringe Intensitäten angemessenen Zellformen seien, bestätigt.

Gestaltungsverhältnisse der einzelnen Zellen — Palissaden- wie Schwammzellen — stehen in inniger Beziehung zu den Standorten. An sonnigen trockenen Standorten erreichen die Palissadenzellen ihre grösste Länge, wobei ihr Lumen zugleich am engsten ist. Bei allmäliger Zunahme der Beschattung sehen wir die Palissadenzellen niedriger und weitlumiger werden, bis sie sich schliesslich zu Trichterzellen umgestalten. Die Schwammzellen ihrerseits weisen unter denselben Umständen eine immer grössere Flächenentfaltung auf. —

In der Mehrzahl der Fälle bleiben selbst an exquisiten Schattenblättern die Zellen der obersten Palissadenzellenlage in der Form von Trichterzellen erhalten, in welchen die Chlorophyllkörner eine zwischen Profil und Flächenstellung intermediäre Lage einnehmen. Eine bemerkenswerthe Ausnahme von dem erwähnten Verhalten machen die Blätter von Iris Pseudo-acorus.

Bei vielen Irisarten — Iris pumila[1]), variegata, cu-

---

[1]) Haberlandt l. c. p. 50.

prea, germanica, graminea — findet man unter der Epidermis ein aus mehreren Zelllagen bestehendes Assimilationsparenchym, welches aus quergestreckten Zellen zusammengesetzt ist. Bei anderen Formen — Iris aurea und halophila — sind nach Haberlandt zwei Lagen von Palissadenzellen vorhanden, so dass also nach ihm die genannten Arten unter zwei verschiedene seiner Typen unterzubringen sind. Die Blätter von Iris Pseudo-acorus weisen je nach dem Standort die eine oder die andere Structur auf, wie aus der Betrachtung der Figuren 6 und 7 hervorgeht. Im verticalen Sonnenblatt Fig. 6 finden wir unter der Oberhaut zwei Lagen ausgeprägter Palissadenzellen. Die Blätter einer seit mehreren Jahren im dichten Schatten stehenden Pflanze waren stark verlängert und übergeneigt, so dass sie das Licht vorwiegend von oben her empfingen. Ein Unterschied zwischen Ober- und Unterseite war trotz der horizontalen Lage nicht vorhanden: an die beiderseitigen Epidermen grenzen, wie Fig. 7 *a* und 7 *b* zeigen, quergestreckte Zellen, wie sie bei anderen Irisarten auch unter günstigen Beleuchtungsbedingungen vorkommen.

Iris Pseudo-acorus ist von Interesse dadurch, dass sie uns zeigt, wie verschieden innerhalb einer und derselben Gattung die Plasticität ausgebildet sein kann. Höchst wahrscheinlich werden sich ihr die ebenfalls Palissaden führenden I. sibirica und I. virginica hierin anschliessen.

Schatten- und Sonnenform von Marchantia polymorpha.

Die aus dem Vergleich von Sonnen- und Schattenblättern gezogenen Schlüsse werden noch erhärtet durch die Betrachtung des Assimilationsapparates einiger, durch ihre Gesammtorganisation von den Gefässpflanzen so weit abstehenden, Lebermoose.

Das Aussehen des Laubes von Marchantia polymorpha wechselt in hohem Grade mit den Standorten, an welchen die Pflanzen sich entwickelt haben. Von den kurz gedrungenen Formen mit rundlichem Umrisse und wenig verlängerten Areolen bis zu den breitlaubigen Exemplaren, bei denen die Areolen in die Länge gezogen sind, können alle Mittelstufen gefunden werden. Auch ist es leicht, die Abhängigkeit der Gestaltung auf die Vegetationsbedingungen zurückzuführen. Die zuerst erwähnten Formen wachsen an sonnigen oder doch wenigstens stark beleuchteten Stellen; die anderen findet man an schattigen Standorten. Dass hierbei die Beleuchtungsverhältnisse und nicht die Feuchtigkeits-

grade maassgebend sind, geht aus dem Umstande hervor, dass gedrungene Formen der zuerst besprochenen Art sowohl auf relativ trockenem Boden als in unmittelbarer Berührung mit Wasser anzutreffen sind.

Um den Einfluss der Beleuchtungsstärke auf die Thallusbildung von Marchantia in recht auffallender Weise hervortreten zu lassen, wurden mehrere Aussaaten von Brutknospen in mit gewöhnlicher Gartenerde gefüllten Töpfen gemacht. Für hinreichende Befeuchtung aller Culturen wurde regelmässig gesorgt, die Culturen selbst verschieden starker Beleuchtung ausgesetzt. Ein Topf wurde ins Freie an einen der Sonne beinahe den ganzen Tag zugänglichen Platz gestellt; ein anderer in's Farnhaus an einen Ort, zu welchem das diffuse Tageslicht nur spärlich zwischen grossen Farnwedeln hindurch gelangen konnte. Andere Töpfe endlich wurden intermediären Lichtintensitäten ausgesetzt. Es soll uns hier ausschliesslich die Structur des Chlorophyllapparates beschäftigen. Die an der Sonne entwickelten Pflanzen zeigen den im Querschnitt dicksten Thallus. In Fig. 8 *a* ist ein Theil des Querschnittes durch eine Luftkammer dargestellt. Die Oberhaut führt nur spärliche Chlorophyllkörner. Die Luftkammern sind sehr tief, ihr Grund austapeziert mit Chlorophyll führenden Zellen, von welchen die bekannten, confervenartig gegliederten Fäden entspringen. Die einzelnen Zellen sind, nach Art von Palissadenzellen, lang gestreckt, ihr längster Durchmesser ist ungefähr senkrecht zur Thallusoberfläche gerichtet. Die Chlorophyllkörner bedecken die zur Thallusfläche senkrechten Wandpartieen, zeigen also Profilstellung. Nur diejenigen der tiefer gelegenen Zellen, welche den Grund der Höhle austapezieren, sowie die spärlichen Körner der Epidermiszellen, bedecken bei schwachem Lichte die zur Laubfläche parallelen Wände.

In den Schattenformen (Fig. 8 *b*) ist das Laub viel dünner, die Kammern niedriger und es weicht die innere Structur des Chlorophyllapparates ganz wesentlich von der für die Sonnenform geschilderten ab. Die aus dem Boden der Luftkammern entspringenden Fäden bestehen aus ziemlich verschieden gestalteten Zellen, die aber das Gemeinsame zeigen, dass ihr längster Durchmesser nicht, wie bei der Sonnenform, senkrecht, sondern meist parallel zur Laubfläche orientirt ist: die Körner bedecken bei diffusem Lichte vorwiegend die zur Laubfläche parallelen Wandungen. Noch deutlicher als auf Querschnitten treten die Structurdifferenzen zwischen Sonnen- und Schattenformen bei der Betrach-

tung von Flächenschnitten hervor: bei der Sonnenform erscheinen die Assimilationszellen als Kreise, bei den Schattenformen als quergestreckte Zellen. Bei Schattenpflanzen führt ausserdem die Epidermis reichlich Chlorophyll.

Der hier beschriebene Bau findet sich mehr oder minder ausgeprägt an Exemplaren nicht zu schattiger Standorte. Ist nämlich, wie in den im Farnhause untergebrachten Culturen, das Licht zu kärglich bemessen, so entwickeln sich die Brutknospen nur sehr langsam und es tritt, selbst bei schon ziemlich umfangreichem Thallus, die Differenzirung desselben nur unvollkommen ein. Nach etwa zwei Monaten hatten die schon mehrfach verzweigten Pflänzchen eine Länge von 4 mm auf 1 mm Breite erreicht. Von Luftkammern und Spaltöffnungen war jedoch noch keine Spur vorhanden; das Chlorophyll war noch ziemlich gleichmässig auf alle Zellen vertheilt, höchstens etwas spärlicher in den grösseren Zellen in der Mitte des Laubquerschnittes.

In den etwas besser beleuchteten Pflänzchen waren einzelne sehr niedrige Luftkammern zur Entwickelung gekommen, aus deren Grund wenige quergestreckte Papillenzellen hervorragten (Fig. 8 *c*). Alle diese Schattenformen waren keineswegs etiolirt, sondern sie kehrten, wie durchaus normal entwickelte Exemplare, dem Lichte ihre Oberfläche zu.

Die Luftkammern und mit ihnen das Assimilationsparenchym stehen in ihrer Ausbildung unter dem regulirenden Einfluss des Lichtes. Innerhalb gewisser nicht zu weiter Grenzen gilt dies auch für die Grösse der Areolen, welche im Allgemeinen in der Sonne etwas kleiner werden, als bei mässiger Beschattung.

Bei Preissia commutata, Fegatella conica kommen ähnliche Schwankungen vor wie bei Marchantia, nur sind dieselben nicht so stark: diese beiden Formen sind weniger plastisch und zwar ist Preissia eher eine Sonnenpflanze, Fegatella dagegen eine Schattenpflanze.

Einfluss des Standortes auf einige andere Structureigenthümlichkeiten der Blätter.

In den vorhergehenden Abschnitten dieses Aufsatzes wurden fast ausschliesslich die Structurverschiedenheiten berücksichtigt, welche das Assimilationsparenchym der Sonnen- und Schattenblätter aufweist. Der mehr oder minder schattige Standort ist aber nicht nur auf die Ausbildung der Chlorophyllführenden Zellen,

sondern auch auf diejenige der übrigen anatomischen Elemente von Einfluss. Es ist allgemein bekannt, dass Lichtzutritt oder Lichtabschluss einen grossen Einfluss auf die Ausbildung der Gewebe haben und zwar sowohl in quantitativer als in qualitativer Beziehung. Die Wände der anatomischen Elemente sind viel dünner bei etiolirten Pflanzen, als bei solchen, die sich bei vollem Lichtgenuss ausgebildet haben. Da ich diesen Verhältnissen keine grössere Aufmerksamkeit gewidmet habe, so begnüge ich mich, mit Hinweis auf die Figuren der Tafel, anzuführen, dass in dieser Beziehung die Schattenpflanzen ein intermediäres Verhalten zwischen Sonnenpflanzen und solchen, die im Dunkeln gewachsen sind, aufweisen. Auf einige andere Punkte möge jedoch hier noch etwas ausführlicher eingegangen sein.

Blätter mit mehrschichtiger Epidermis.

Bei zahlreichen Ficusarten bildet die Oberhaut keine einfache Zelllage, sondern dieselbe wird durch Theilung der jugendlichen Epidermiszellen mehrschichtig[1]). Die während der Blattentfaltung herrschenden Beleuchtungsbedingungen sind hierbei von maassgebender Bedeutung.

Ein stattliches, im botanischen Garten zu Strassburg cultivirtes, Exemplar von Ficus stipulata lieferte mir geeignetes Untersuchungsmaterial. Die einen Aeste desselben hatten sich bei directem Zutritt des Sonnenlichtes entwickelt, die anderen waren an der Rückwand des Glashauses im Schatten von Farnwedeln zur Ausbildung gekommen. Die Dicke eines Sonnenblattes an einer Gefässbündelfreien Stelle betrug 0,16 mm; das Schattenblatt war kaum halb so dick. In Bezug auf Ausbildung des Assimilationsparenchyms war das Verhalten das bei den Blättern gewöhnliche. Im Schattenblatt (9 *b*) besteht die einschichtige Epidermis der Blattoberseite aus niedrigen tafelförmigen Zellen. Im Sonnenblatt (9 *a*) ist die mächtige Oberhaut an vielen Stellen zweischichtig; wo die Epidermiszellen ungetheilt sind, zeigen sie eine beträchtliche Höhe. Die Dicke der Epidermis wächst hier ungefähr in demselben Verhältniss wie die Höhe der obersten Palissadenschicht. In dem Schattenblatt sind die Häute der Epidermiszellen viel zarter als im Sonnenblatt.

Das Wassergewebe ist also an sonnigen Standorten viel mächtiger entwickelt als im Schatten. Nichtsdestoweniger wäre es

---

[1]) Pfitzer, in Pringsh. Jahrb. VIII.

verfehlt, hieraus den Schluss zu ziehen, dass die mehrschichtige Oberhaut die darunter liegenden Gewebe gegen intensives Licht zu schützen habe; ich pflichte vielmehr der Ansicht bei, welche in diesem, das Licht so leicht durchlassenden, Gewebe Wasserbehälter erblickt [1]).

Ein ähnliches Verhalten wie bei Ficus stipularis fand ich bei Tradescantia zebrina. Bei Sonnenblättern erreicht die Oberhaut eine beträchtliche Dicke; viele Zellen sind durch eine Querwand in zwei ungleich grosse Tochterzellen getheilt, von denen die äussere in allen untersuchten Fällen die kleinere war. An Schattenblättern betrug die Höhe der stets einfachen Epidermis nicht einmal die Hälfte derjenigen der Sonnenblätter. Auch hier wird also, wie jedenfalls noch in zahlreichen anderen Fällen, durch intensives Licht die Ausbildung des Wassergewebes begünstigt. Das hier mitgetheilte bezieht sich ausschliesslich auf die Oberhaut der Blattoberseite; an derjenigen der Unterseite fand ich immer nur geringe Schwankungen.

Eine solch auffällige Zunahme der Mächtigkeit der Oberhaut scheint nur bei den Blättern mit mehrschichtiger Epidermis vorzukommen. Bei andern Blättern — Buche, Lactuca scariola, Iris, Marchantia u. s. w. — ist die Höhe der allerdings viel dickwandigeren Epidermiszellen bei Sonnenblättern ungefähr dieselbe wie bei Schattenblättern.

Blätter mit Hypoderm.

In Blättern von Ilex aquifolium, die sich bei vollem Lichtgenuss entwickelt haben, liegt unter der Epidermis (Fig. 10 *a*) der Blattoberseite eine ununterbrochene Schicht von wasserhellen Hypodermzellen — gewissermaassen eine Verstärkung der Epidermis. Bei Schattenblättern (Fig. 10 *b*) ist dieses Hypoderm nur in der Nähe der Mittelrippe, der stärkeren Nebenrippen und des Blattrandes ausgebildet; auf der übrigen Blattfläche grenzen die Palissadenzellen direct an die Oberhautzellen. An der Grenze beider Regionen setzt sich die Hypodermschicht in die oberste Lage der Palissadenzellen fort: die erst wasserhellen, dann spärlich Chlorophyllführenden Zellen machen niedrigen Palissadenzellen

---

[1]) Pfitzer (Pringsheim Jahrbücher Bd. VIII); Westermann: Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebes (Sitzungsberichte der Berl. Akad. d. Wiss. 1882).

Platz, so dass es leicht ist, alle Uebergänge von der einen Zellform zur anderen aufzufinden. Je nach den Beleuchtungsbedingungen geht also hier aus denselben Meristemzellen Assimilationsparenchym oder Hypoderm hervor.

Die Ausbildung der sclerotischen Hypodermfasern, die in den Blättern vieler Coniferen vorkommen, ist ebenfalls eine sehr verschiedene nach den Standorten. Während es z. B. in den Blättern der Weisstanne in sonnigen Lagen unter der Epidermis der Oberseite der Blätter eine fast geschlossene Schicht bildet, die nur hier und da kurze Unterbrechungen zeigt, ist es an solchen Blättern, die an schattigen Plätzen zur Entwickelung gelangt sind, nur spärlich ausgebildet; die meisten Palissadenzellen grenzen direct an die Epidermis.

Auch für andere Abiesarten konnten ähnliche Verhältnisse festgestellt werden. Vergleicht man jedoch in dieser Hinsicht Formen mit einander, die aus verschiedenen Klimaten stammen, so findet man in unseren Gärten, selbst wenn die Pflanzen dicht nebeneinander stehen, also denselben Vegetationsbedingungen ausgesetzt sind, nicht unerhebliche Verschiedenheiten, sowohl in Bezug auf die Ausbildung der Hypodermfasern, als auch des Assimilationsparenchyms. So fand ich bei der sibirischen Tanne (Abies pichta) selbst in der Sonne die Blattoberseite frei von Hyperdomfasern; diese letzteren waren nur an den Rändern des Blattes schwach entwickelt, worauf denn auch die weiche Beschaffenheit der Nadeln dieser Tanne zurückzuführen ist. Bei der daneben wachsenden einheimischen Edeltanne (Abies pectinata) ist das Hypoderm stärker entwickelt und nur hie und da auf kurzen Strecken unterbrochen; bei der südeuropäischen A. cephalonica ist es auf der Blattoberseite nie unterbrochen, sondern selbst hie und da zweischichtig. Die Formen aus südlicheren, trockeneren Gegenden haben also die vererbte Eigenthümlichkeit, stärkeres Hypoderm zu entwickeln als diejenigen, welche aus nördlicheren Gegenden stammen: die Hypodermbildung ist eine Anpassung an trockenere Klimate. Zugleich will ich hier hervorheben, dass bei einer und derselben Art, unter gleichbleibenden äusseren Bedingungen, eine Verschiedenheit in der Hypodermbildung durch das Alter der Pflanzen bedingt wird. So sind die Cotyledonen der Weisstanne beinahe frei von Hypodermfasern; während die Blätter älterer Pflanzen eine fast geschlossene Schicht unter der Epidermis bilden. Zwischen beiden Extremen finden

sich an jugendlichen Pflanzen, mit fortschreitendem Alter, alle Uebergangsstadien.

Die jüngeren Pflanzen, besonders die Keimlinge, sind also an und für sich schon schattigeren Standorten angepasst als die älteren Pflanzen. Diese Erscheinung ist eine sehr verbreitete. Bei zahlreichen Gewächsen kehrt sie wieder und ist nicht nur in den anatomischen Structureigenthümlichkeiten, sondern auch, und noch viel deutlicher, in den Stellungs- und Grössenverhältnissen der Blätter zu bemerken, ein Gegenstand, auf welchen weiter unten zurückzukommen sein wird.

Grösse der Intercellularräume bei Sonnen- und Schattenblättern.

Schon bei der Untersuchung microscopischer Präparate gewinnt man die Ueberzeugung, dass die Intercellularräume in den Blättern einer und derselben Pflanzenart verschieden stark entwickelt sind, je nachdem die Blätter von sonnigen oder schattigen Standorten herrühren und zwar sind im letzteren Falle die lufterfüllten Intercellularräume grösser als im ersteren; eine genauere Bestimmung ihrer Grösse ist aber auf diesem Wege nicht auszuführen.

Um die extremen Grössen, innerhalb welcher sich die Schwankungen bei einer und derselben Art bewegen, zu ermitteln, verfuhr ich nach der von Unger[1]) angewendeten Methode.

Das Volumen des Blattes wird durch die hydrostatische Wage bestimmt und zwar in der Weise, dass das Blatt erst in der Luft und dann in Wasser getaucht gewogen wird. Die Differenz der Gewichte ist dem durch den Umfang des Körpers verdrängten Wasser gleich, welches zugleich das Volumen desselben ausmacht. Mit diesem Blattvolumen ist nun das Volumen seiner inneren, von Luft erfüllten, Höhlungen zu vergleichen. Das Blatt wird zu diesem Zwecke mittelst einer Luftpumpe mit Wasser injicirt und aufs Neue unter Wasser gewogen. Die Gewichtszunahme ist dem in die Lufträume eingedrungenen Wasser zuzuschreiben und die

---

[1]) Unger, F. Bestimmung der in den Intercellulargängen der Pflanzen enthaltenen Luftwege. (Sitzungsberichte der Kaiserlichen Academie der Wissenschaften. Mathem.-naturw. Classe XII. Bd. Heft I, 1854.)

Differenz, in Volumen umgesetzt, giebt den Umfang der durch das Wasser erfüllten Lufträume[1]).

Unger hat nach dieser Methode eine Anzahl von Bestimmungen ausgeführt. In 1000 Volum-Theilen des Blattes von Pistia texensis fand er bis zu 713 Volumtheile Luft; das andere Extrem bot ihm Begonia hydrocotylifolia mit 35 auf 1000 Volum-Theilen Luft. Die Mittelzahl aus 41 Untersuchungen, welche an 39 verschiedenen Blättern von verschiedenartiger Beschaffenheit angestellt worden waren, war $^{21}/_{100}$. „Wir können daher, bemerkt Unger, im allgemeinen den Luftgehalt der Blätter zu 21 Procent oder nahezu als $^1/_4$ ihres Volumens bezeichnen.“

Zu meinen Versuchen wurden nur Pflanzen mit leicht benetzbaren Blättern verwendet.

Wie leicht vorauszusehen, fielen die extremen Grössenunterschiede der Intercellularräume von Sonnen- und Schattenblättern bei verschiedenen Pflanzenarten ungleich gross aus.

Geringe Schwankungen fand ich bei Syringa vulgaris. In einem an sonnigem Standorte gewachsenen Blatte betrug der Luftgehalt 20 Procent des Blattvolumens, in einem Schattenblatt nur 21 %; also eine ganz unerhebliche Differenz.

Bei Sambucus nigra war die Mittelzahl von 6 Blättern (3 Sonnen-, 3 Schattenblätter) $24^1/_2$ Procent. Die beiden extremen Resultate waren 16 % und 26 %; die Grössendifferenz der Intercellularräume erreicht hier schon 10 Procent.

Die Untersuchung von vier Buchenblättern ergab als Mittelzahl 23 %. Die Extremen waren für ein Sonnenblatt 19 %, für ein Schattenblatt 29 %.

Für die Brennnessel fand ich in einem Sonnenblatt die Grösse der Intercellularräume gleich 20 % des Gesammtvolumens; in einem Schattenblatt stieg dieselbe auf 30 Procent.

In den drei zuletzt besprochenen Fällen — Hollunder, Buche, Brennnessel — sind die Grössenschwankungen ganz beträchtlich. Bei der Brennnessel beträgt im Sonnenblatt die Grösse der Intercellularräume nur den fünften Theil des Gesammtvolumens; im Schattenblatt ist beinahe ein Drittel desselben von Lufträumen eingenommen.

[1]) Weiteres über diese Methode ist in Unger's citirtem Aufsatze nachzusehen. Auf die verschiedenen möglichen Fehlerquellen, die dieser Methode anhaften, soll hier nicht eingegangen werden. Für den hier verfolgten Zweck ist dieselbe vollkommen ausreichend.

Es leuchtet ein, dass die Grösse der Intercellularräume eines Blattes nicht ohne Einfluss auf dessen Verdunstungsgrösse sein kann. Von zwei im Uebrigen ganz gleichen Blättern müsste schon aus diesem Grunde ein Schattenblatt, unter denselben Bedingungen, mehr transpiriren als ein Sonnenblatt.

Da nun aber die Schattenblätter ausserdem noch viel dünner sind als die Sonnenblätter und in Folge dessen, bei gleichem Gesammtvolumen, eine viel grössere, zugleich auch dünnhäutigere, Oberfläche bieten, so begreift man leicht warum, wie v. Höhnel[1]) nachgewiesen hat, unter sonst gleichen Bedingungen die Schattenblätter viel mehr transpiriren als die Sonnenblätter.

Mit der Anpassung an geringere Lichtintensitäten, welche gewöhnlich in einem Zurücktreten des Pallissadengewebes zu Gunsten des an Intercellularräumen reichen Schwammparenchyms besteht, geht also die Vergrösserung der Hohlräume Hand in Hand und mit ihr steigert sich auch die Verdunstungsgrösse. Dieselben Structurveränderungen des Blattes, welche dadurch von Nutzen sind, dass sie eine vollständigere Ausnutzung des geschwächten Lichtes ermöglichen, bringen zugleich die, unter gewissen Umständen nachtheilige, stärkere Transpiration mit sich. Dieser Nachtheil kommt jedoch in der Natur nur selten in Betracht, da ja die schattigeren Standorte gewöhnlich zugleich auch reichliche Feuchtigkeit darbieten.

Einfluss des Standortes auf Grösse und Dicke der Blätter.

In früheren Abschnitten dieses Aufsatzes ist schon mehrfach vorübergehend auf die Grössenunterschiede zwischen Sonnen- und Schattenblättern hingewiesen worden. Hier mögen die Beobachtungen, die ich über diese Verhältnisse angestellt habe, im Zusammenhang mitgetheilt werden. Dass ausser dem Licht noch andere Factoren — wie der mehr oder weniger grosse Wassergehalt von Luft und Boden, die Temperatur und mancherlei andere Ursachen — auf die Blattgrösse und Dicke von Einfluss sind, ist selbstverständlich zuzugeben und ist es die Aufgabe

[1]) v. Höhnel: Ueber die Wasserverbrauchsmengen unserer Forstbäume mit Beziehung auf die forstlich-meteorologischen Verhältnisse. Forschungen auf dem Gebiet der Agrikulturphysik, herausgegeben von E. Wollny II. Bd. 4. Heft.

weiterer Forschungen den Einfluss dieser verchiedenen Factoren auseinander zu halten[1]). Meine Beobachtungen wurden, wie die über die inneren Structurverhältnisse, an Blättern angestellt, welche im Freien an verschieden stark beleuchteten Orten eingesammelt worden waren. Besonders günstiges Material zu diesen Untersuchungen boten mir dichte Buchen- und Fichtenbestände und ihre nächste Umgebung, sowie Ruinen und anderes Gemäuer, wo die verschiedenen Abstufungen in der Lichtstärke alle denkbaren Schatten- und Sonnenformen zu Tage fördern. Von den der vollen Sonne ausgesetzten Orten zu schattigeren übergehend, sehen wir die derben, verhältnissmässig kleinen Blätter allmälig an Grösse zunehmen, bis zur Erreichung eines Maximums, von welchem ab, bei weiter sinkender Helligkeit, die Grösse wieder abnimmt, wobei dann nicht selten auch die characteristischen Erscheinungen des Etiolements eintreten: so bei vielen Keimpflanzen, Trieben von Stauden u. s. w.

Die Lichtstärke, bei welcher die grösste Blattentfaltung stattfindet, ist je nach den Arten sehr verschieden: Viele unsrer Sonnenpflanzen, welche auf Aeckern und anderen freien Standorten gedeihen, etioliren dort wo Schattenpflanzen — Farne, Mercurialis perennis, Lamium Galeobdolon, Oxalis acetosella, Asperula odorata u. s. w. — erst ihre volle Entfaltung erreichen. Bei anderen Formen, die sehr plastisch sind, treten selbst bei sehr starker Beschattung keine Etiolementserscheinungen ein; die Blätter werden nur allmälig kleiner, wobei sie die für die Schattenformen characteristischen inneren Structureigenthümlichkeiten beibehalten: so bei der Buche und namentlich bei der Heidelbeere, deren Blättchen schliesslich auf's äusserste in ihren Dimensionen reduzirt erscheinen. Hier ist ausserdem die Zahl der in einer Vegetationsperiode erzeugten Blätter eine sehr geringe; alles deutet auf eine, durch Lichtmangel bedingte, Erschöpfung der Pflanze hin. Die Extremen in der Blattgrösse können, zumal bei Bäumen, häufig an einem und demselben Exemplare zum Vorschein kommen.

[1]) Dass dem Lichte die maassgebende Rolle bei der Ausbildung der Blätter zukommt, zeigte sich namentlich bei Hydrocharis morsus ranae, deren Schwimmblätter ich unter verschiedenen Graden von Lichtstärke sich entfalten liess. Die Verschiedenheiten in Bezug auf Grösse, Dicke und Structur der Blätter waren auch hier, wo die Differenzen im Wassergehalt der Luft kaum in Betracht kommen konnten, sehr erheblich und gleichsinnig wie bei den Blättern von Landpflanzen zum Ausdruck gekommen.

Hier die Resultate einiger Beobachtungen über die Schwankungen der Blätter in Bezug auf Fläche und Dicke. Unter Blattdicke verstehe ich den Durchmesser des Blattes an solchen Stellen, wo zwischen den beiderseitigen Epidermen nur Assimilationsparenchym entwickelt ist. Um die Grösse der Blattfläche zu bestimmen, legte ich die zu vergleichenden Blätter auf starkes gleichmässig dickes Zeichenpapier, auf welches die Umrisse mit Bleistift gezeichnet wurden; durch Wägung der ausgeschnittenen Papierstücke konnte die Flächenentwickelung leicht bestimmt werden. Dieselbe ist im Folgenden in Quadratcentimetern mitgetheilt.

		Sonne	Schatten
Ptelea trifoliata (Endblättchen)	Blattfläche	qcm. 33,2	qcm. 62,4
	Blattdicke	mm 0,55	mm 0,45
Ribes aureum	Blattfläche	qcm. 23,4	qcm. 52,7
	Blattdicke	mm 0,55	mm 0,40
Buche	Blattfläche	qcm. 33,2	qcm. 54,6
	Blattdicke	mm 0,35	mm 0,22
Hollunder (Fiederblatt)	Blattfläche	qcm. 19,5	qcm. 85,8
	Blattdicke	mm 0,60	mm 0,35
Mahonia aquifolinm (Endfieder) .	Blattfläche	qcm. 9,8	qcm. 33,2
	Blattdicke	mm 0,50	mm 0,35

Beträchtliche Grössenschwankungen kommen also unter andern beim Hollunder vor, wo bei einem Schattenblatt das Endblättchen dasjenige der Sonnenform um das vierfache übertrifft; in den in Fig. 1 und 2 abgebildeten Querschnitten beträgt die Dicke des Sonnenblattes das dreifache derjenigen des Schattenblattes. Aus allen mitgetheilten Zahlen geht aber hervor, dass die Dicke abnimmt in dem Maasse als die Grösse zunimmt: Blattgrösse und Blattdicke sind bis zu einem gewissen Grade umgekehrt proportional.

Aehnliche Schwankungen wie die beschriebenen, und zwar in demselben Sinne erfolgende, lassen sich bei der grossen Mehrzahl

der gestielten Blätter der Dicotylen nachweisen; auch bei vielen Farnarten, welche in Bezug auf den Standort weniger wählerisch sind, kommen dieselben vor: Pteris aquilina, Ceterach, Asplenium ruta muraria u. s. w. Bei zahlreichen Pflanzen gehen dann Hand in Hand mit diesen Gestaltveränderungen die früher beschriebenen Aenderungen in der Gestaltung des Aminilationsparenchyms vor sich; bei anderen weniger plastischen Formen ist die innere Structur nur wenig verändert: so namentlich bei vielen Monocotylen. Die Blätter von Majanthemum bifolium z. B. erreichen auf sonnigen Moorwiesen kaum den Dritttheil der Grösse, welche sie im Schatten des Waldes zeigen. Die Dicke ist aber wenig schwankend, und an beiderlei Standorten sind die an die Epidermis der Blattoberseite grenzenden Zellen quer zur Blattfläche gestreckt; ähnlich verhalten sich die Blätter unserer einheimischen Orchideen und vieler anderer Monocotylen. Auch bei den Gräsern nimmt die Breite der Blätter im Schatten etwas zu.

In vielen Fällen ändern sich mit dem Standorte nicht nur Breite und Dicke des Blattes, sondern auch die Gestalt des Querschnitts in mehr oder weniger erheblichem Maasse. So nehmen u. a. die rundlichen Blätter von Sedum dasyphyllum und anderen Arten an schattigen Orten, indem sie zugleich grösser werden, eine mehr flache Gestalt an.

Sehr lehrreich ist auch das Verhalten von Juniperus virginiana. Die Blätter dieses Baumes sind zu zweien oder dreien in mit einander abwechselnden Quirlen angeordnet. An manchen Zweigen sind sie anliegend, an anderen fast horizontal abstehend. Im ersteren Fall ist die Spreite sehr kurz mit lang herablaufender, mit dem Stengel verwachsener, Basis; die abstehenden Blätter sind viel länger, denen von Juniperus communis ähnlich. — Zwischen beiden Extremen findet man oft an einem und demselben Zweige alle Mittelstufen. —

Wächst der Baum in sonniger Lage, so sind die Zweige mit anliegenden Blättern versehen. In schattigen Lagen oder an Zweigen, die im inneren der Büsche stehen, treten sehr häufig die Zweige mit nadelförmigen, abstehenden Blättern auf. Schwächere Beleuchtung ruft also hier nicht nur eine Flächenvergrösserung, sondern eine ganz verschiedene Ausbildung der Blätter hervor.

Die Zweigbildung mit abstehenden Nadeln ist bei Juniperus virginiana, sabina, wie bei verschiedenen Thuja, Cupressus, Chamaecyparisarten für die jugendlichen Entwickelungsstadien characteristisch; erst bei weiterer Entwickelung

treten unter gleichbleibenden Beleuchtungsbedingungen, aus rein inneren Ursachen, die Zweige mit anliegenden Blättern auf. Nichtsdestoweniger kann bei Juniperus durch Beschattung die jugendliche Zweigform wieder hervorgerufen werden. Die jugendlichen Pflanzen mit abstehenden nadelförmigen Blättern sind, wie wir dies auch für die Abiesarten schon in anderer Beziehung kennen gelernt haben, eher für schattigere Standorte organisirt als die ausgewachsenen Pflanzen.

Diejenigen Fälle von Heterophyllie, wo wir nach einander im Entwickelungsgang verschiedene Gestalten von Laubblättern auftreten sehen, sind zum grossen Theil in dem angedeuteten Zusammenhang zu begreifen. Es möge hier nur auf wenige Beispiele hingewiesen sein.

Die Kiefernarten führen in ihrer ersten Jugend flache, horizontal stehende Laubblätter. Erst später treten die an den Kurztrieben sitzenden, rundlichen, keine bestimmte Lage zum Horizont zeigenden Nadeln auf.

Ich erinnere hier ausserdem an das Verhalten der Accacia-arten mit verticalen Phyllodien, welche in der Jugend mit gefiederten Blättern versehen sind; an Carmichaelia australis, bei der auf die Cotyledonen eine Anzahl gefiederter Blätter folgen, die an Grösse und Zusammensetzung abnehmen, in dem Maasse als der Stengel selbst sich verbreitert und die Funktion der Assimilation übernimmt.

Durch die grössere Flächenentwickelung der Assimilationsorgane zeigen sich die jugendlichen Pflanzen für schattigere Standorte angepasst, ein Umstand, der entschieden von Vortheil sein muss, zu einer Zeit, wo dieselben mit Gräsern und anderen niederen Pflanzen um Licht und Luft kämpfen müssen und ihnen durch höhere Pflanzen zugleich ein Schutz gegen zu intensive Besonnung gewährt ist.

Dass die hier angeführten Fälle von Heterophyllie, wo die Blätter der Keimlinge eine andere Organisation zeigen als bei älteren Pflanzen, als Belege für Haeckel's biogenetisches Grundgesetz gelten können [1]), ist mit der hier vertretenen Auffassung durchaus vereinbar. Beide Betrachtungsweisen — morphologische und physiologische — ergänzen sich gegenseitig.

Die vereinzelten älteren Angaben über den Einfluss des Standortes auf die Grösse der Blätter übergehe ich hier mit Ausnahme

---

[1]) Siehe u. a. Göbel, Die Muscineen in Schenk's Encyclopädie an verschiedenen Stellen.

derjenigen von Pick (II p. 6) und Sachs (Handbuch der Pflanzenphysiologie p. 33). Auf einen Ausspruch von Sachs sich berufend sagt Pick. „Es kann daher der Satz (von Sachs) — die Spreiten von Blättern mit Blattstielen blieben gewöhnlich nach allen Dimensionen ihrer Fläche hin im Wachsthum zurück, wenn die Beleuchtung sich mindere —, dahin erweitert werden, dass das Wachsthum solcher Blätter überhaupt nach allen Dimensionen bei geringerer Beleuchtung zurück bleibe.“ Pick stützt sich hierbei auf die Beobachtung, dass bei gleicher Grösse der Laubspreiten von Sonnen- respective Schattenblättern die Dicke der ersteren diejenige der letzteren weit übertrifft. Dies letztere ist zuzugeben, nur darf daraus, wie leicht einzusehen ist, nicht der Schluss gezogen werden, dass das Wachsthum der Schattenblätter nach allen Dimensionen zurück bleibe. Wir haben zahlreiche Fälle kennen gelernt, wo das Gegentheil der Fall ist. Uebrigens hat Pick die Sachs'schen Angaben nur unvollständig citirt. Die Stelle lautet wörtlich: „Dagegen bleibt die Spreite solcher Blätter, welche einen von dieser abgegrenzten Blattstiel besitzen, gewöhnlich nach allen Dimensionen ihrer Fläche hin im Wachsthum zurück, wenn die Beleuchtung sich mindert. In manchen Fällen scheint es aber, als ob mit zunehmender Lichtintensität zuerst eine Steigerung des Flächenwachsthums einträte und bei einem gewissen Helligkeitsgrade ein Maximum erreicht würde, um mit noch weiter gesteigerter Helligkeit eine Abnahme der Flächenbildung folgen zu lassen; so fand ich mehrfach die Blätter von Phaseolus im Sommer an schattigen Fenstern viel grösser, als an sonnigen Orten; im Finstern bleiben sie sehr klein.“

Sonnen- und Schattenformen bei Flechten.

In Betracht der Organisation der Flechten und der Beziehungen ihrer Ernährung zum Lichte war vorauszusehen, dass die bei den Laubblättern constatirte Anpassungsfähigkeit an die Beleuchtungsbedingungen im Flechtenthallus, wenn auch in modifizirter Weise, wiederkehren würde. Die Flechten sind, wie bekannt, ausgesprochene Lichtpflanzen. In tiefen Höhlen, im Schatten geschlossener Fichtenbestände, wo noch manche Moose zu gedeihen vermögen, sucht man vergebens nach normal ausgebildeten Flechten. Wenn solche hier überhaupt noch vorkommen, so ist dies gewöhnlich in dem mehr oder weniger krankhaften Zustande der Goni-

dienbildung. Gesunde fructifizirende Flechtenlager findet man allerdings am Boden und an den Stämmen in sehr dunkeln Buchenwäldern, von welchen sonst beinahe alle Vegetation chlorophyllhaltiger Pflanzen ausgeschlossen ist. Dies erklärt sich aber aus dem Umstande, dass die Vegetation dieser Pflanzen vorwiegend in die Zeit vom Spätherbst bis in die Frühjahrsmonate fällt, während welcher die Bäume ihrer Blätter beraubt sind und das Licht nicht gehindert ist bis auf den Waldesboden zu dringen.

Die Laubflechte Imbricaria physodes ist in Bezug auf die Beleuchtungsverhältnisse ihres Standortes nicht sehr wählerisch. Ich fand gut ausgebildete Exemplare an Fichtenstämmen sowohl am lichten Waldrande als auch bei ziemlich starker Beschattung. Die gedrungen wachsenden Thaluslappen der Sonnenform sind schmäler, ihre Oberfläche glatter und glänzender als bei den mehr ausgebreiteten, dem Substrat flach angeschmiegten Lacinien der Schattenform. Am sonnigen Standorte fand ich das Laub etwa doppelt so dick als bei den Schattenexemplaren; zugleich ist die Rinde viel mächtiger (0,021 mm), das Gefüge ein dichteres. Die grossen Gonidien, welche an der Innenseite der Rinde beginnen, bilden zusammen eine breite Gonidienschicht, deren einzelne Gruppen tief in das Mark hinein reichen. Bei den Schattenformen sind die kleineren Gonidien, in Folge der geringen Dicke der Rinde (0,006 mm), viel näher an die Thallusoberfläche gerückt; zugleich reichen die Gonidien auch weniger tief in das Mark.

Das Licht übt also auch auf den Thallus der Flechten einen regulirenden Einfluss, welcher sich darin geltend macht, dass im Lichte die Gonidienschicht mächtiger und von der Thallusoberfläche weggerückt ist, im Schatten dagegen dünner und zugleich eine grössere Oberflächenentwickelung aufweist.

Einfluss des Standortes auf die Orientirung der Blätter.

Die Blätter der meisten Pflanzen kehren bei einseitiger Beleuchtung ihre Oberfläche der Lichtquelle entgegen. Zwei Typen lassen sich hier unterscheiden: Blätter, welche mit Aenderung des Lichteinfalls ihre Lage gegen die einfallenden Strahlen verändern, und Blätter, die von einem bestimmten Altersstadium an eine unveränderliche Lage zum Lichte einnehmen. Bei diesen letzteren tritt vor Beendigung des Wachsthums die Stellung ein, welche

Wiesner[1]) als „fixe Lichtlage" bezeichnet hat und bei welcher nach ihm die Blätter sich dergestalt orientiren, dass die Blattfläche senkrecht auf das stärkste denselben gebotene zerstreute Licht zu liegen kommt. Abweichungen von dieser Regel sind namentlich für zahlreiche neuholländische Pflanzen bekannt. Die verticale Stellung der Assimilationsorgane dieser Pflanzen wird mit Recht als eine Anpassung an trockene Klimate angesehen[2]), weil durch dieselbe die Insolation auf ein geringes Maass herabgedrückt wird. Ich will auf diese schon vielfach besprochenen Verhältnisse hier nicht näher eingehen, sondern, im Anschluss an den Gegenstand dieser Abhandlung, auf weniger beachtete Vorkommnisse in der einheimischen Flora hinweisen, auf die verschiedene Lage der Blätter je nach den Standorten. Bei zahlreichen Pflanzen, deren Blätter gewöhnlich eine der horizontalen sich annähernde Lage einnehmen, bemerken wir an sonnigen, trockenen Plätzen eine Annäherung an die Verticalstellung. Sehr vollständig ist die Verticalstellung bei Lactuca scariola und anderen sogenannten Compasspflanzen, bei welchen die Blattlamina in die Meridianebene zu stehen kommt. Hier ist die Verticalstellung durch den richtenden Einfluss des Sonnenlichtes bedingt[3]). An schattigen Standorten stehen die Blätter horizontal.

Nicht meridiane, sondern bloss verticale Stellung der Blattspreite konnte ich bei zahlreichen anderen Pflanzen beobachten, zu welchen Beobachtungen die sonnigen Muschelkalkberge von Jena ein günstiges Beobachtungsfeld boten. Nicht wenige Pflanzenarten zeigen je nach den Standorten, auf welchen sie gewachsen sind, einen durchaus verschiedenen Habitus.

Die Verticalstellung, die oft nur eine annähernde ist, wird in den einzelnen Fällen in verschiedener Weise erreicht; ziemlich selten kommt dieselbe durch stärkere Verlängerung der Blattstieloberseite zu Stande: Marrubium vulgare, der Hopfen, die Weinrebe, die Linde sind hier zu nennen. Bei dieser letzteren krümmt sich der Petiolus, dicht unter der Ansatzstelle der Spreite, abwärts.

Häufig wird die verticale Lage durch eine Aufwärtskrümmung

---

[1]) Wiesner, Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche, II, p. 39.

[2]) Siehe u. a. Tschirch, Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort . . . (Linnaea XLIII, 1881).

[3]) Stahl, Ueber sogenannte Compasspflanzen.

angestrebt, in vielen Fällen erreicht. Die an weniger sonnigen Plätzen gewöhnlich überhängenden Stengelblätter von Brachypodium pinnatum findet man an trockenen Orten dem Halm anliegend in verticaler Lage. Ein ähnliches Verhalten kann man an Stengelblättern, sowie an den sogenannten Wurzelblättern vieler Kräuter beobachten: Thesiumarten, Compositen (Picris hieracioides), Cruciferen, Aspidium Filix mas u. s. w. Sehr ausgeprägt ist die Verticalstellung der Blätter bei Geranium sanguineum. An sonnigen Abhängen sind die Blätter alle ungefähr vertical gestellt. Diese Lage wird durch Krümmung des Blattstiels unterhalb der Spreite erreicht; nicht selten wird die Krümmung durch Torsionen unterstützt. Im Schatten stellen sich die Blätter senkrecht zum Lichte. Bei der Stachelbeere kommen ähnliche Verhältnisse vor und zwar sowohl an aufrechten als an abstehenden Zweigen: der Lage der letzteren entsprechend ist auch der Mechanismus ein sehr mannigfaltiger. Auf trockenen Kiesbänken des Rheins nehmen die Blätter von Populus dilalata sehr häufig durch Torsion des Blattstiels bleibend die verticale Lage ein.

Aehnliche Anpassungserscheinungen an trockene Standorte lassen sich bei den zusammengesetzten Blättern von Umbelliferen, z. B. bei den dreifach gefiederten Blättern von Peucedanum cervaria beobachten. Ist der gemeinschaftliche Blattstiel der Grundblätter aufrecht, was an sonnigen Orten nicht selten eintritt, so liegen alle Foliola in einer, die Spindel selbst aufnehmenden Verticalebene. Ist der primäre Blattstiel dagegen geneigt, so kann die Verticalstellung der Blättchen durch Torsion der secundären Blattstiele eintreten; in diesem Fall liegen die Foliola mit diesen in einer Verticalebene. Sind dagegen die secundären Blattspindeln selbst in mehr oder weniger schiefer Lage, so erfolgt die Verticalstellung der Blättchen durch Torsion ihrer kurzen Stielchen. Diese Torsionen fallen, je nach der Lage der Blattspindeln verschieden gross aus: bei horizontaler Lage der letzteren beträgt die Torsion ungefähr 90 Grad; entsprechend geringer ist sie, wenn die Lage der Spindel weniger von der Lothlinie abweicht. Betrachtet man solch ein Blatt von oben, so sieht man alle Foliola im Profil; alle sind nahezu in verticaler Lage, ohne dass jedoch, wie bei Latuca scariola, bestimmte Beziehungen zu den Cardinalpunkten zu erkennen wären. Das hier geschilderte Verhalten tritt blos an sonnigen Stellen ein; im Schatten kehren die Blättchen ihre Oberfläche dem Lichte entgegen.

Die Annäherung an die verticale Lage ist, wie schon hervorgehoben wurde, ziemlich verbreitet und bedingt grosse Unterschiede in der Tracht von Sonnen- und Schattenpflanzen. Aber auch dort, wo dieselbe nicht vorkommt, werden Trachtdifferenzen häufig dadurch hervorgerufen, dass im Schatten alle Abschnitte eines Blattes annähernd in einer Ebene liegen, während an der Sonne die verschiedenen Theile durch Biegungen und Faltungen in die mannigfaltigsten gegenseitigen Lagen kommen, wodurch dann das ganze Blatt nicht selten ein ganz krauses Aussehen erhält.

Schöne Beispiele hierfür bieten die fiederspaltigen Blätter vieler Compositen (Cirsium arvense, lanceolatum, eriophorum, Leucanthemum corymbonum, Tanacetum u. s. w.) und Umbelliferen. Mit der grösseren Flächenentfaltung im Schatten geht hier die Ausbreitung der Fiedern in einer Ebene Hand in Hand. Was hier für die Abschnitte eines und desselben Blattes angegeben worden ist, kann auch mutatis-mutandis auf die Blätter eines Sprosses oder selbst auf ganze Sprosssysteme übertragen werden.

Die Blätter der Fichte (Picea excelsa), welche an hellen Standorten ungefähr gleichmässig rings herum von den Axen abstehen, scheiteln sich, wenn die Pflanzen stark beschattet sind, ähnlich wie diejenigen der Weisstanne (Abies pectinata). Auch bei dieser letzteren ist ceteris paribus die Scheitelung an beschatteten Zweigen am stärksten ausgeprägt.

Die Cladodien von Ruscusarten und die Phyllodien neuholländischer accacien, welche an frei stehenden Pflanzen entweder vertical oder scheinbar regellos orientirt sind, zeigen, wie ich mich in Gärten Italiens und des südlichen Frankreichs überzeugen konnte, bei schwächerer Beleuchtung die Tendenz, ihre Fläche dem Lichte zuzukehren.

Die flachen Zweige von Biota orientalis nehmen, wie bekannt, in der Peripherie der Büsche eine verticale Lage ein; im Inneren der Büsche zeigen die beschatteten Zweige die zur Lichtquelle senkrechte Stellung. Bei Exemplaren, die unter dem Druck höherer Bäume, bei ungünstigen Beleuchtungsbedingungen vegetiren, werden auch die peripherischen Zweige sehr schmächtig und nehmen bei Oberlicht die Horizontallage ein, so dass die flatterigen Pflanzen ein durchaus anderes Aussehen gewähren als die gedrungenen Pyramiden, die bei vollem Lichtgenusse zur Entwickelung gelangen.

Auch unsere Schachtelhalme verdienen hier Erwähnung. Bei

Equisetum sylvaticum zeigen die vom verticalen Stengel ausstrahlenden Aeste mit ihren Seitenästen, im geschlossenen Nadelwalde, wo das Licht vorwiegend von oben kommt, einen ausserordentlich regelmässigen Wuchs. Alle Aeste eines Quirls liegen in einer wagerechten Ebene und bilden ganz regelmässige parallele Stockwerke. In sonnigen Lagen sind die Aeste dagegen mehr oder weniger aufgerichtet, wodurch der ganze Habitus verändert wird und sich demjenigen von Equisetum arvense nähert. In schattigen Waldungen breitet übrigens auch diese Art ihre Aeste genau horizontal aus.

Hier mag auch noch an das Verhalten von Juniperus virginiana (siehe oben S. 183) erinnert werden, welche an schattigen Orten nicht selten die nadelförmigen abstehenden Blätter bildet und an die Haide (Calluna vulgaris), bei welcher gewöhnlich die nadelförmigen Blätter dem Stengel dicht angeschmiegt sind. An sehr schattigen Plätzen stehen die Blätter senkrecht zur Abstammungsaxe, so dass sie dem Lichte eine grössere Oberfläche zukehren.

Die hier angeführten Beispiele, zu welchen ich noch zahlreiche andere hinzufügen könnte, mögen genügen, um die mannigfaltigen Verschiedenheiten in der Orientirung der Assimilationsorgane je nach den bemessenen Lichtmengen zu illustriren. Während bei schwacher Beleuchtung der Assimilationsapparat so zu sagen mit einer peinlichen Sorgfalt ausgespannt wird, um das spärliche Licht in gehöriger Weise auffangen zu können, sehen wir an lichtreichen Orten diese Neigung weniger hervortreten oder selbst einem entgegengesetzten Verhalten in mehr oder weniger ausgeprägter Weise Platz machen. Schutz gegen zu starke Insolation, Verhütung der schädlichen Einwirkung zu intensiven Lichtes, namentlich aber auch Herabsetzung der Transpiration, das sind wohl die Vortheile, welche aus den hier betrachteten Stellungsverhältnissen erwachsen. Es ist daher auch leicht begreiflich, dass diese letzteren namentlich häufig in Gegenden mit trockenem Klima vorkommen und bei uns vorwiegend auf trockene, sonnige Standorte beschränkt sind.

Interessant ist es auch, in dieser Beziehung das Verhalten der europäischen Vertreter der Gattung Abies zu betrachten. Bei unserer Weisstanne (Abies pectinata) sind die Blätter, namentlich in der Jugend, gescheitelt und alle so ziemlich in einer horizontalen Ebene ausgebreitet. Nur an sonnigen Orten und namentlich im späteren Alter geht die Scheitelung verloren, die

Blätter stehen, namentlich auf der Oberseite der horizontalen Zweige, ziemlich gleichmässig ab: die Zweige nähern sich in ihrem Habitus denen der caucasischen Abies nordmanniana, welche schon in der ersten Jugend dieses Verhalten zeigt. Bei den Tannen der Mittelmeerregion, A. cephalonia und besonders aber bei der, aus dem südlichen Spanien stammenden, Abies Pinsapo ist von der Scheitelung keine Spur vorhanden: die Nadeln strahlen ganz gleichmässig nach allen Seiten von den Zweigen ab. Dies fand ich selbst bei Exemplaren, welche im Schatten von anderen Bäumen standen, wo sie dann auch im Gegensatze zu unserer schattenertragenden Edeltanne ein durchaus kümmerliches Dasein fristeten. Diese südeuropäischen Tannenformen lassen also sowohl in der Orientirung ihrer Blätter als auch in deren innerem Bau — stärkere Ausbildung des Palissadengewebes und Hypoderm — die Anpassung an ihre sonnigere trockenere Heimat erkennen und es liegt hier der Gedanke nahe, in allen diesen Arten Formen eines Verwandtschaftskreises zu erblicken, welche sich unter dem Einfluss verschiedener klimatischer Bedingungen eigenartig entwickelt haben.

In dem vorhergehenden habe ich mich begnügt, auf die mit den Standorten bezw. Beleuchtungsbedingungen veränderlichen Stellungsverhältnisse hinzuweisen, ohne auf den Mechanismus der Bewegungen, durch welche dieselben erreicht werden, einzugehen. Schon aus der Betrachtung der fertigen Zustände ergiebt sich, dass ähnliche Resultate in durchaus verschiedener Weise erreicht werden: so kommt die Verticalstellung bald durch Aufwärts-, bald durch Abwärtskrümmungen, bald durch Torsionen zu Stande. Die Bewegungen selbst sind zum Theil active, zum Theil wohl auch passive, welche durch Erschlaffung der Gewebe zunächst bedingt, nachher aber durch Wachsthum fixirt werden. Die äusseren und inneren Kräfte, welche durch ihr Zusammenwirken die jedesmalige Lage eines Organs bedingen, kommen in der mannigfaltigsten Combination zur Geltung, so dass es zu den schwierigeren Aufgaben gehört, in jedem einzelnen Fall die Kräfte ausfindig zu machen, durch welche die endgültige Lage zu Stande gebracht worden ist.

Verticalstellung der Blätter bei Wasserpflanzen.

Das exquisiteste Beispiel für dieses Verhalten liefert uns Hydrocotyle bonariensis. Bei dieser Pflanze ist die kreisrunde Spreite in ihrer Mitte an einem sehr langen Stiel befestigt. So lange das Licht reichlich zugemessen ist, behält die Spreite ihre

verticale Lage, welche sie schon vor der Entfaltung inne hat, bei. Wird jedoch die Pflanze bei schwächerer einseitiger Beleuchtung cultivirt, so tritt die Senkrechtstellung der Spreite zum Lichte ein.

Auch bei anderen in Schlamm wurzelnden Pflanzen, deren Blattlamina auf langem Stiel über die Wasserfläche emporgehoben wird, kommt häufig eine sehr steile Aufrichtung der Blattspreiten vor: Alisma plantago, Sagittaria, die in die Luft ragenden Blätter von Nymphaea, Nelumbium u. s. w.

Schon das einfache Factum des Vorkommens verticaler Blätter an, von den früher betrachteten, durchaus verschiedenen Standorten, weist darauf hin, dass hier auch die biologische Bedeutung dieser Stellung eine andere sei. Da von Wassermangel hier nicht die Rede sein kann, so bliebe der Schutz gegen intensivere Beleuchtung übrig. Ich möchte jedoch vielmehr vermuthen, dass der Nutzen dieser Verticalstellung darin zu suchen sei, dass die auf sehr langen, schwankenden Stielen befestigten Spreiten Dank ihrer Stellung weniger in Gefahr kommen, durch Regen oder andere Ursachen mit dem Wasserspiegel in Berührung zu kommen oder gar unter denselben untergetaucht zu werden.

Anwendung der Befunde auf die Cultur von Gewächshauspflanzen u. s. w.

In den vorhergehenden Abschnitten habe ich auf die Unterschiede hingewiesen, welche die Blätter einer und derselben Pflanzenart aufweisen, je nach dem sich dieselben an einem sonnigen oder schattigen Standorte entwickelt haben.

Kennen wir nun die Beleuchtungsbedingungen, unter welchen sich ein Blatt einer gegebenen Art entwickelt hat, so können wir mit einiger Sicherheit einen Schluss auf seine innere Structur fällen; umgekehrt giebt uns in vielen Fällen die Kenntniss des inneren Baues Anhaltspunkte für die Beurtheilung der Beleuchtungsverhältnisse, unter welchen sich das Blatt ausgebildet hat. Allerdings kann aus dem Mangel von Palissadenzellen nicht mit Sicherheit auf einen schattigen Standort geschlossen werden; da namentlich zahlreiche Monocotylen — Gladiolus, Irisarten, Orchideen u. s. w. selbst an sehr sonnigen Stellen des Palissadengewebes entbehren und quergestrecktes Assimilationsparenchym führen. Dagegen kommen mehrere Lagen von Palissadenzellen niemals an schattenreichen Orten zur Ausbildung: ein derartiger Bau lässt uns mit Sicherheit auf einen sonnigen Standort schliessen.

Ich will hier gleich auf die Nutzanwendung, welche die Kenntniss dieses Thatbestandes nach zwei Seiten hin gewährt, aufmerksam machen.

Die genaueren Standortsverhältnisse vieler Gewächshauspflanzen sind uns, namentlich auch in Bezug auf die Beleuchtungsbedingungen, nur mangelhaft bekannt. Durch die Untersuchung des inneren Baus kann bis zu einem gewissen Grade diesem Mangel abgeholfen werden.

Sind uns Herbarexemplare von in ihrer Heimat gewachsenen Pflanzen zur Hand, so können wir aus dem Vergleich derselben mit ihren, in unseren Glashäusern cultivirten, Artgenossen in Bezug auf Blattdicke, Structur des Assimilationsgewebes, Dicke der Zellhäute, namentlich der Epidermis u. s. w. uns ein Urtheil bilden von den Lichtbedürfnissen derselben, um unsere Culturen danach einzurichten. Viel gesündigt wird in den Gewächshäusern namentlich darin, dass vielen Pflanzen das Licht allzu kärglich gemessen wird: eine kümmerliche Entwickelung, spärliches Blühen sind die Consequenzen dieser Fehlgriffe. Beherzigenswerthe Winke in dieser Richtung gab bereits Pfitzer[1]) in Bezug auf die Cultur exotischer Orchideen.

Die Untersuchung einer Anzahl von in Darjeeling (Himalaja) gesammelter Farne ergab, dass sich dieselben durchweg unter intensiverem Lichte entwickelt hatten als die gleichnamigen Exemplare unserer botanischen Gärten. Weitere Untersuchungen in dieser Richtung mögen den Praktikern anempfohlen sein.

Von den eben angedeuteten Beziehungen ausgehend, ist es dann ein nahe liegender Schritt, aus der Structur fossiler Blätter Schlüsse auf die climatischen Bedingungen, unter denen sie sich entwickelt haben, zu fällen. Es ist klar, dass diese Art der Schlussführung mit grosser Vorsicht gehandhabt werden muss[2]). Gelänge es, um nur einen Fall in's Auge zu fassen, in der Steinkohlenflora Blätter mit stark entwickeltem Palissadenparenchym nachzuweisen, so könnte daraus der Schluss gezogen werden, dass in jener Epoche nicht, wie es vielfach angenommen wird, eine gleichmässig trübe Atmosphäre geherrscht, sondern dass es auch nicht an sonnigen Standorten gefehlt habe.

---

[1]) Morphologie der Orchideen. Heidelberg 1882.

[2]) Vgl. auch Haberlandt: Gewebephysiologie in Schenk's Handbuch der Botanik.

Grisebach's Wahrnehmung (Vegetation der Erde I p. 118), dass die meisten Laubhölzer in Norwegen — z. B. Prunus Padus, Corylus, Populus Tremula u. a. — schon unter dem 60ten Breitegrade grössere Blätter tragen als in Mitteleuropa, ist in neuerer Zeit genauer verfolgt worden [1]. Es scheinen demnach im Norden selbst an freien Standorten die Blätter denen unserer Schattenformen näher zu kommen; allerdings bleibt noch zu untersuchen, ob auch die innere Structur die für die Schattenformen characteristischen Veränderungen erleidet. Zahlreiche eigene Untersuchungen, die ich an Herbarexemplaren alpiner Pflanzen anstellte, die zum Theil aus dem hohen Norden, zum Theil aus den Alpen der Schweiz und des Dauphiné stammten, ergaben bloss negative Resultate.

Entwickelungsgeschichtliches.

Bisher habe ich mich beschränkt, auf die Structurdifferenzen von Sonnen- und Schattenblättern aufmerksam zu machen mit Hinweis auf den Zusammenhang der Organisationsverhältnisse mit den veränderten Vegetationsbedingen. Entwickelungsgeschichtliche Daten wurden nicht beigefügt. Ich unterlasse es auch hier, die nach dieser Richtung angestellten Untersuchungsergebnisse ausführlicher mitzutheilen, weil nennenswerthe Resultate nicht erzielt worden sind.

Etwas genauer wurde die Differenzirung des Blattes bei Aristolochia sipho verfolgt. Die Dicke eines ausgewachsenen Sonnenblattes betrug circa 0,3 mm; die oberste Zellschicht des Assimilationsparenchyms besteht aus Palissadenzellen. Schon in einem 3 mm langen, jungen Blatte, welches kaum die halbe Dicke erreicht hatte, waren die vier Diachymschichten angelegt. Die Streckung der Palissadenzellen in der Richtung senkrecht zur Blattfläche trat erst ein, als die Entfaltung schon sehr weit vorgeschritten, ja beinahe beendet war.

Der Querschnitt eines ausgewachsenen Schattenblattes betrug 0,18 mm. Bei sehr jungen Blättern, mit drei Diachymlagen, erreicht derselbe schon 0,15 mm. Hier nimmt aber der Querschnitt nicht, wie bei den Anfangs ebenso dicken jungen Sonnenblättern,

---

[1]) Bonnier et Flahault: Ann. des sciences naturelles 6e série. 1879 t. VIII und Flahault: Ann. des sc. nat. 6e série t. 9—10. 1879.

allmälig bis zur doppelten Dicke, sondern nur wenig zu, während dagegen die Flächenzunahme eine viel erheblichere ist als bei den Sonnenblättern.

Die Anfangs unerheblichen Verschiedenheiten steigern sich also während der Entfaltung mehr und mehr unter dem Einfluss verschieden starker Beleuchtung.

Suchen wir uns Rechenschaft zu geben, in welcher Weise das mehr oder weniger intensive Licht das Wachsthum der Blätter beeinflusst, um so erhebliche Verschiedenheiten hervorzubringen, so gelangen wir zu grossen Schwierigkeiten, da wir noch nicht wissen, welche Theile des Blattes bei der Entfaltung die maassgebende Rolle spielen.

Es kann daher auch nicht meine Absicht sein, die hier aufgeworfene Frage zu beantworten; ich theile einfach die Vorstellung mit, welche sich mir bei sorgfältiger Betrachtung des thatsächlichen Verhaltens aufgedrängt hat.

Das beim Aufspannen der Blätter mit hervortretender Nervatur besonders thätige Gewebe ist höchst wahrscheinlich in den Nerven zu suchen.

Fassen wir zunächst ein Schattenblatt in's Auge. Während der Entfaltung wird dasselbe von gemässigtem Lichte getroffen. Das Längenwachsthum der Nerven wird hier in geringerem Maasse verlangsamt und hört wahrscheinlich auch später auf als in dem besonnten Blatte. Das jugendliche Assimilationsparenchym wird veranlasst, sich in der Richtung der Blattfläche auszudehnen, die Zellen werden zu flachen vielarmigen Sternzellen mit Ausnahme derjenigen der obersten Lage, welche sich zu Trichterzellen ausbilden, die seitlich zwischen sich grosse Lücken lassen (Vrgl. Fig. 1 *b*). In den Schattenblättern erreichen daher auch die gefässbündelfreien Areolen den grössten Umfang.

Anders gestalten sich die Verhältnisse im Sonnenblatt. Durch das intensivere Licht wird die Ausdehnung der activen Theile verlangsamt und früher sistirt: dies geht schon aus der geringeren Grösse hervor, welche caeteris paribus die Blätter und ihre Areolen an sonnigen Orten erreichen. Die Ausdehnung der jungen Assimilationszellen in der Richtung der Blattfläche wird früher aufhören und da sie sich noch auszudehnen streben, werden sie dies in der einzig möglichen Richtung thun, das heisst senkrecht zur Blattfläche: sie nehmen die Gestalt von Palissadenzellen an.

Die hier vorgetragene Hypothese wird durch folgende Erscheinungen unterstützt. Betrachtet man ein Schattenblatt der

Buche, Heidelbeere u. s. w., so sieht man die Nerven, selbst die zarteren, namentlich auf der Unterseite beträchtlich über die übrige Substanz hervorragen. Im Sonnenblatt dagegen bilden die Nerven, namentlich auf der Oberseite, anastomosirende Furchen, welche dadurch zu Stande kommen, dass die übrige Blattsubstanz sich zwischen den Nerven stärker nach aussen emporwölbt. Diese Hervorwölbungen, welche der Blattoberfläche ein runzeliches Aussehen verleihen, verdanken der localen Wucherung des Palissadengewebes ihren Ursprung (Fig. 1 *a*). Am Rande der Furchen sind die Palissadenzellen niedriger, erst in einiger Entfernung von derselben erreichen sie eine beträchtlichere Höhe.

Die Structurdifferenzen der Assimilationszellen von Marchantia polymorpha, welche in ihren Luftkammern bald palissadenartige, bald niedrige quergestreckte Zellen führt, lassen sich ebenfalls bis zu einem gewissen Grade aus den während der Entwickelung waltenden Verhältnissen begreifen.

Die jungen Papillen sprossen von der Basis der Kammer aus in die bereits vorhandene Luftkammer hinein. Bei der Sonnenform zahlreich und dicht an einander gedrängt, verlängern sie sich nach der Seite hin, wo sie in ihrem Ausdehnungsstreben nicht gehindert sind: sie bilden sich zu Palissadenzellen aus. Bei Schattenexemplaren ist die Zahl der Papillen auf demselben Areal viel geringer. Die obersten Zellen stossen bald mit ihrem Scheitel an die Decke der niedrigeren Luftkammern an, platten sich ab und verbreitern sich in der Richtung der Laubfläche. Auch die mittleren und unteren Zellen der verästelten Fäden dehnen sich aus ähnlichen Ursachen in derselben Richtung aus.

Nach der hier mitgetheilten Auffassung ist also die wechselnde Gestaltung des Assimilationsparenchyms durch die Wachsthumsverhältnisse des Gesammtthallus bedingt.

Eine ähnliche Anbequemung an die Raumverhältnisse findet sich bei Fegatella conica. Die Endzellen der Papillen zeigen sich unter den Spaltöffnungen in ihrem oberen Ende zu einem langen farblosen Schnäbelchen verlängert. Am niedrigen Rande der Luftkammern fehlen diese Fortsätze, die Zellen sind den darunter liegenden gleich gestaltet, abgeplattet, was offenbar auf ihre Berührung mit der Oberhaut zurückzuführen ist.

Schlussbemerkungen.

Die Fähigkeit der Laubblätter, sich verschiedenen Beleuchtungsbedingungen anzupassen, beruht sowohl auf Stellungsänderungen als auf Modificationen der Blattgrösse und der inneren Structur[1]); sie kommt je nach den einzelnen Pflanzenformen in verschieden vollkommener Weise zur Geltung.

Die höchste Stufe erreichen wohl in dieser Beziehung die Blätter der Leguminosen. Die während der Entfaltung der Blätter herrschenden Beleuchtungsbedingungen beeinflussen modificirend sowohl die Grösse als die Dicke und auch den inneren Bau derselben. Durch die Variationsbewegungen der Polster können die Foliola immer in die geeignete Lichtlage gebracht werden.

Auf einer niedereren Stufe stehen schon diejenigen Blätter, deren Bewegungsvermögen auf die Entwickelungszeit beschränkt ist. Unter diesen giebt es wieder Formen, die in Bezug auf Grösse, Dicke, Anordnung und Gestaltung des Assimilationsparenchyms eine grosse Plasticität bekunden, während andere nur geringe Querschnittsänderungen, andere wieder kaum nachweisbare Schwankungen aufweisen. Diese letzteren, wenig plastischen, bald für sonnigen, bald für schattigen Standort angepassten Formen sind nicht selten sehr wählerisch in der Wahl ihrer Standorte. Die Kiefern mit ihren rundlichen Nadeln vermögen diese letzteren nur in äussert geringem Maass schwächeren Lichtintensitäten anzupassen, woraus auch zu erklären ist, dass dieselben einen dichten Schatten nicht ertragen. Ein entgegengesetztes Verhalten finden wir bei der allerdings mit beweglichen Blättchen versehenen Oxalis, manchen Farnen, Epimedium u. s. w., welche selbst bei directer Besonnung ihre Schattenorganisation beibehalten.

Es ist selbstverständlich, dass die hier erwähnten Verhältnisse alle in Betracht gezogen werden müssen, wenn man sich die Aufgabe stellt, die specifische Assimilationsenergie der Blät-

---

[1]) Aus einigen Beobachtungen scheint mir hervorzugehen, dass auch die Grösse der Chlorophyllkörner — unter gleichen Beleuchtungsbedingungen — bei Schattenblättern erheblicher ist als bei Sonnenblättern. Ich habe jedoch diesen Punkt nicht weiter verfolgt.

ter einer Pflanze zu erklären. Haberlandt[1]) hat die von C. A. Weber in dessen Inaugural-Dissertation: „Ueber specifische Assimilationsenergie“ mitgetheilten Resultate aus der Zahl der Chlorophyllkörner der benutzten Blätter zu erklären versucht und weiter darauf hingewiesen, dass auch der anatomische Bau des Assimilationsgewebes und namentlich des Palissadengewebes für die Assimilationsenergie von Bedeutung sein muss. Ich möchte hier hinzufügen, dass auch die Orientirung der Chlorophyllkörner resp. ihre Fähigkeit die Lage zum Lichte zu ändern, die Orientirung der Blätter selbst Berücksichtigung verdienen.

Weber hat, auf seine Versuchsresultate gestützt, die Vermuthung ausgesprochen, dass jeder Pflanzenart eine ihr eigenthümliche Assimilationsenergie zukommen wird. Bei den grossen Schwankungen in Bezug auf Blattdicke, Anordnung des Assimilationsparenchyms, Zahl der Chlorophyllkörner muss es zweifellos erscheinen, dass die Assimilationsenergie ebenfalls innerhalb weiter Grenzen schwanken kann. Sonnenblätter und Schattenblätter werden in ihrer Leistungsfähigkeit beträchtlich von einander abweichen. Bei starker Beleuchtung werden die ersteren jedenfalls die letzteren um ein Bedeutendes übertreffen. Andererseits ist es recht wohl denkbar, dass bei sehr schwacher Beleuchtung die Schattenblätter bevorzugt sein werden, da die Fähigkeit die Chlorophyllkörner alle in die günstige Lage — Flächenstellung — zu bringen eine ergiebigere Ausnützung des spärlichen Lichtes gestattet, als dies der Fall sein kann bei den derben Sonnenblättern, deren Chlorophyllkörner eine für schwache Beleuchtung weniger günstige Lage einnehmen.

Am Schluss dieser Arbeit muss ich noch einmal darauf hinweisen, dass die hier aufgedeckten Beziehungen zwischen Bau und Anordnung der Assimilationszellen und den, durch Wechsel der Lichtintensität bedingten, Aenderungen von Lage und Gestalt der Chlorophyllkörner keine durchgreifende Verbreitung zeigen. Zahlreiche Monocotylen: Irideen, Liliaceen, Orchideen, welche an der hellen Sonne gedeihen, weisen eine Structur des Assimilationsapparates auf, welche derjenigen der Schattenpflanzen gleich kommt. So besteht z. B. das Assimilationsparenchym des Blattes von Epipactis palustris, welche auf sonnigen Sumpfwiesen vorkommt, aus quer zur Blattfläche gestreckten Zellen. Wie ich mich überzeugen konnte, findet in diesen Blättern bei

[1]) l. c. p. 22 u. f.

jeder Besonnung eine vollständige Umlagerung der Chlorophyllkörner, von den Aussenwänden auf die Seitenwände statt, eine Arbeit, die den mit Palissadenzellen versehenen Sonnenblättern anderer Pflanzen zum grossen Theil erspart ist. In dieser wie in mancher anderen Beziehung stehen eben die Monocotylen durchschnittlich auf einer niederern Organisationsstufe.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Sonnenblatt der Buche.

Fig. 2 *a*. Desgl. durch ein Blatt von sehr schattigem Standorte; Fig. 2 *b* Zellen des Schwammparenchyms von der Fläche gesehen.

Fig. 3, Buchenblatt aus halb schattiger Lage.

Fig. 4. Lactuca scariola. Verticales Blatt einer Sonnenpflanze; *o. s.* morphologische Oberseite; *u. s.* morphologische Unterseite.

Fig. 5. Von derselben Pflanzenart. Blatt einer Pflanze, welche sich in einer etwa zwei Meter tiefen Grube, ohne Zutritt von directem Sonnenlicht, entwickelt hatte.

Fig. 6 *a* u. *b*. Iris Pseudo-acorus. Längsschnitt und Flächenschnitt eines Sonnenblattes.

Fig. 7 *a* u. *b*. Desgl. von einem Schattenblatte.

Fig. 8 *a b c*. Querschnitte durch das Laub von Marchantia polymorpha. *a* Sonnenpflanze; *b* Schattenpflanze; *c* sehr schattig gewachsen.

Fig. 9 *a* u. *b*. Ficus stipulata. *a* Querschnitt durch ein Sonnenblatt; *b* durch ein Schattenblatt.

Fig. 10. *a* u. *b*. Ilex aquifolium. *a* Sonnenblatt. *h* Hypodermschicht; *b* Schattenblatt.

Anatomisch-histologische Untersuchung

von

Terebellides Stroemii M. Sars.

Von

Johannes Steen.

Hierzu Tafel XI—XIII.

I. Methode der Untersuchung.

Meine Untersuchungen habe ich theils an lebenden, theils an konservirten und gehärteten Thieren vorgenommen. Für die lebenden Thiere hatte mir Herr Professor Dr. Möbius im Aquarium des hiesigen Instituts bereitwilligst einige Behälter zur Verfügung gestellt. Während der ganzen Zeit, die ich auf meine Untersuchungen verwandte, habe ich nie Mangel an lebenden Thieren gehabt, da Terebellides im Kieler Hafen in grossen Mengen vorkommt. Allerdings sei bemerkt, dass die Thiere sich in den Behältern sehr schlecht hielten und meist schon nach einigen Tagen abstarben.

Als Härtungsmittel dienten mir conc. Pikrinsäure, Pikrinschwefelsäure, Alcohol und Chromsäure. Die Behandlung mit Chromsäure lieferte die besten Resultate und habe ich dieselbe während der letzten Zeit meiner Untersuchungen ausschliesslich angewendet. Ich liess die Würmer 1—2 Stunden in 1 °|₀ Chromsäure liegen, entfernte darauf die Säure durch Auswaschen mit destillirtem Wasser, legte die Thiere alsdann in 80 °|₀ und 96 °|₀ Alcohol und endlich in absoluten Alcohol. In letzterem mussten sie ungefähr 14 Tage liegen, ehe sie zum Schneiden verwendet werden konnten.

Die von mir gebrauchten Färbungsmittel waren Alaun-Cochenille, Pikrokarmin und Saffranin, von denen die beiden letzteren die schönsten Färbungen gaben.

Ehe die Thiere zum Schneiden benutzt wurden, bettete ich dieselben in Paraffin ein; die erhaltenen Schnitte wurden nach der von Dr. W. Giesbrecht[1]) angegebenen Methode behandelt.

---

[1]) Dr. W. Giesbrecht: „Zur Schneidetechnik“. Zool. Anzeiger 1881. p. 483 u. 484.

Zum Einlegen meiner Präparate benutzte ich theils Canadabalsam, theils Glycerin.

Die Schnittrichtungen benenne ich so, wie es von Dr. W. Mau[1]) geschehen ist. Längsschnitte sind die Schnitte, welche in die Hauptlängsachse des Körpers fallen oder derselben parallel gehen; sie werden in sagittale und laterale Längsschnitte unterschieden. Der durch die Hauptlängsachse und die dorsoventrale Hauptachse gehende Schnitt heisst Hauptsagittalschnitt; alle diesem parallelen Schnitte heissen Nebensagittalabschnitte.

Der Hauptlateralschnitt geht durch die Hauptlängsachse und die laterale Hauptachse; demselben parallel gehen die Nebenlateralschnitte.

II. Litteratur.

Danielssen (D. C.): „Beretning om en zoologisk Reise foretagen i Sommeren 1857". In: Nyt. Mag. Naturvid. Bd. XI. 1861. p. 55.

Derselbe: „Beretning om en zoologisk Reise 1858". In: Kgl. norske Vid. Selsk. Skr. Bd. IV. Heft 2. 1859. p. 123.

Deshayes (G. P.) et H. Milne Edwards: „Histoire naturelle des animaux sans vertèbres par J. B. P. A. de Lamarck". 1838. Bd. V. p. 608.

Ehlers (E.): „Ueber die von Heuglin und Graf Waldberg-Zeil unternommene Expedition um Spitzbergen". In: Sitzungsber. der physikal. medicin. Societät zu Erlangen. 1871. p. 6.

Derselbe: „Kenntniss der Fauna von Nowaja-Semlja". In: Sitzungsber. d. physikal. medicin. Societät zu Erlangen". 1873. p. 3.

Derselbe: „Beiträge zur Kenntniss der Vertikalverbreitung der Borstenwürmer im Meere". 1874. p. 28.

Grube (E.): „Die Familien der Anneliden". In: Archiv für Naturgeschichte. Jahrg. XVI. 1850. Bd. I. p. 329.

Derselbe: „Die Insel Lussin und ihre Meeresfauna". 1864. p. 89.

Derselbe: „Annelidenausbeute S. M. S. Gazelle". In: Monatsber. der Kgl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Aug. 1877. p. 511.

Hansen (Armauer): „Annelider for den norske Nordhavsexped. i 1877". In: Nyt. Mag. p. 5.

---

[1]) W. Mau: „Ueber Scoloplos armiger O. F. Müller". In Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XXXVI. 1881. p. 4.

Horst (R.): „Die Anneliden, gesammelt während der Fahrt des Willem Barents“. 1878 u. 1879. p. 24.

Lenz (H.): „Die wirbellosen Thiere der Travemünder Bucht“. In: Anhang I zum Jahresber. der Commiss. zur wissensch. Unters. d. deutsch. Meere in Kiel für 1874 u. 1875. p. 11.

Malm (A. W.): „Zoolog. Observationer“. 1874. Heft VII. p. 100.

Malmgren (A. J.): „Nordíska Hafs-Annulater“. In: Öfvers. af Kongl. Vet. Akad. Förh. 1865. No. 1. p. 396 u. 397. Taf. XX. Fig. 48.

Derselbe: „Annulata Polychaeta“. In: Öfvers. af Kongl. Vet. Akad. Förh. 1867. No. 4. p. 221.

Marenzeller (E. v.): „Die Coelent., Echinod. und Vermes der k. k. östreich-ungarischen Nordpol-Expedition 1877“. p. 36.

Möbius (K.): „Die wirbellosen Thiere der Ostsee“. In: Bericht über die Expedition des Avisodampfers Pommerania. 1871. p. 109.

Derselbe: „Die auf der Fahrt nach Arendal gefangenen Thiere“. In: Bericht über die Exped. d. Pommerania 1871. p. 152.

Derselbe: „Jahresbericht der Commission zur wissensch. Unters. d. deutschen Meere in Kiel für 1872 und 1873“. p. 164.

Oersted (A. S.): „De regionibus marinis“. 1844 (dissertatio inauguralis). p. 79.

Quatrefages (A. de): „Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce“. 1865. Bd. II. p. 374.

Sars (M.): „Beskrivelser og Jagttagelser over nagle maerkelige eller nye i Havet ved den Bergenske Kyst levende Dyr af Polypernes, Acalephernes, Radiathernes, Annelidernes og Molluskernes Classer med en kort Oversigt over de hidtil af Forhatteren sammesteds fundne Arter og deres forekommen“. 1835. p. 48 u. 49. Taf. XIII. Fig. 31.

Derselbe: „Bemaerkninger over det adriatiske Havs Fauna sammenlignet med Nordhaves“. In: Nyt. Mag. Bd. VII. 1853. p. 382, 386 u. 390.

Tauber (P.): „Annulata Danica“. 1879. p. 135.

Theel (H. J.): „Les Annelides polychètes des mers de la Nouvelle-Zemble“. p. 64 u. 65.

Willemoes-Suhm (R. v.): „Biologische Beobachtungen über niedere Meeresthiere“. In: Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXI. 1871. p. 391—394. Taf. XXXII.

III. Geschichtliches.

M. Sars[1]) hat das Verdienst, den Wurm in die Wissenschaft eingeführt zu haben. Sars giebt von dem äusseren Habitus des Thieres eine kurze Beschreibung, die er durch einige den derzeitigen Verhältnissen entsprechende Abbildungen zu erläutern sucht. Der von ihm aufgestellte Name wird von den späteren Forschern, die dieses Thier in ihren Schriften angeführt resp. beschrieben haben, beibehalten. Zuerst wird der Wurm wieder von Deshayes und M. Edwards[2]) erwähnt. Es heisst dort: „Le genre Térébellide de M. Sars se compose d'Annélides qui, avec l'organisation générale de Térébelles ordinaires, ont quatre branchies pectinées. Il a pour type le Térébellides Stroemii".

Einige Jahre später giebt E. Grube[3]) eine Beschreibung und Abbildung eines Anneliden, den er Corephorus s. Canephorus elegans nennt. Er hat den Gattungsbegriff nach einem Wurme entworfen, den Prof. Otto aus dem südlichen Italien mitgebracht hatte. Das beschriebene Thier ist mit Terebellides Stroemii sehr nahe verwandt und ich werde bei der näheren Beschreibung von Terebellides mit den betreffenden Bemerkungen Grube's über Corephorus Vergleichungen anstellen.

Darauf wird Terebellides von Malmgren[4]) beschrieben und abgebildet. Der genannte Forscher entwirft ein Bild von der Vertheilung der Borsten und Häkchen, zugleich aber giebt er eine Uebersicht über die geographische Verbreitung des Thieres. Malmgren's Abbildungen sind nicht ganz naturgetreu ausgeführt.

Die von Quatrefages[5]) gemachte Mittheilung ist sehr kurz; er legt besonderes Gewicht auf die kammförmige Gestalt der Kiemen. Die neueste Mittheilung über Terebellides ist von Willemoes-Suhm[6]): „Zur Entwicklung der Terebellides Stroemii Sars".

---

[1]) Beskrivelser og Jagttagelser etc. p. 48 u. 49. Taf. XIII. Fig. 31.

[2]) Hist. nat. des animaux sans vertèbres par Lamarck. 1838. Bd. V. p. 608.

[3]) „Beschreibungen neuer und wenig bekannter Anneliden". In: Wiegmann, Archiv f. Naturgesch. 1846. Bd. 1. p. 161—163. Taf. X. Fig. 1.

[4]) Nordíska Hafs-Annulater. p. 396 u. 397. Taf. XX. Fig. 48.

[5]) Hist. nat. des Annelés. Bd. II. 1865. p. 374.

[6]) Biologische Beobachtungen über niedere Meeresthiere. In:

Die übrigen von mir in der Litteratur erwähnten Forscher haben in ihren Schriften nur den Namen und die Fundorte angeführt; eine nähere Beschreibung von Terebellides geben sie nicht.

Zum Schluss dieses kurzen geschichtlichen Ueberblickes möchte ich noch bemerken, dass ich den Wurm nicht, wie es bisher geschehen, Terebellides Stroemii Sars, sondern Terebellides Stroemii M. Sars nennen werde, um eine etwaige Verwechslung von M. Sars und G. O. Sars zu verhüten.

IV. Geographische Verbreitung und Lebensweise.

Terebellides Stroemii hat ein grosses Verbreitungsgebiet; besonders häufig wird sie aber in den nördlichen Meeren gefunden und zwar in den verschiedensten Tiefen. Die grösste Tiefe, in der die englische Porcupine-Expedition den Wurm im nordatlantischen Meere antraf, betrug 2400 m [1]).

Als Fundorte finden wir in den verschiedenen Schriften angeführt: Spitzbergen, Grönland, Island, Nowaja-Semlja, Shetlands-Inseln, Faröer, die ganze Küste von Grossbritannien, Norwegen (von Bergen bis Vadsoe), West-Schweden und den ganzen Atlantischen Ocean [2]). Auch an der Ostküste von Nordamerica (St. Lorenz-

---

Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXI. 1871. p. 391—394. Taf. XXXII.

[1]) E. v. Marenzeller: Die Coelent, Echinod. u. Vermes der k. k. östreich.-ungarischen Nordpolexpedition. p. 36.

[2]) K. Möbius: Die wirbellosen Thiere der Ostsee. p. 109. Die auf der Fahrt nach Arendal gefangenen Thiere. p. 152. Ferner in: Jahresber. d. Commiss. zur wissensch. Unters. d. Deutsch. Meere. 1872 u. 1873. p. 164.

A. J. Malmgren: Öfvers. af. K. Vet. Akad. Förh. No. 1. 1865. p. 397. Ferner: Öfvers. af. K. Vet. Akad. Förh. No. 4. 1867. p. 221.

M. Sars: Beskrivelser og. Jagttagelser etc. p. 48.

Derselbe: Bemaerkninger over det adriatiske Havs Fauna sammenlignet med Nordhaves. p. 382, 386 u. 390.

A. S. Oersted: De regionibus marinis. p. 79.

E. Ehlers: Ueber die von Heuglin u. Graf Waldberg-Zeil unternommene Exped. um Spitzbergen. p. 6. Ferner in: Kenntniss der Fauna von Nowaja-Semlja. p. 3. Ferner: Beiträge zur Kenntniss der Vertikalverbreitung der Borstenwürmer im Meere. p. 28.

H. Lenz: Die wirbellosen Thiere der Travemünder Bucht. p. 11.

bucht, Neu-England) ist Terebellides nicht selten und man hat gefunden, dass sie in einer Tiefe von 600 m viel schlanker gebaut war, als in geringeren Tiefen. Wir haben ferner Nachrichten von dem Vorkommen des Thieres in der Maghellacnsstrasse [1]) und im adriatischen Meere [2]), in welchem es schon in ein paar Fuss Tiefe im Schlamm des flachen Meeres sich aufhält.

In der Ostsee [3]) gehört der Wurm ebenfalls nicht zu den seltenen Thieren; er ist ein Bewohner der grösseren Tiefen des östlichen Beckens, wo er zu einer Tiefe von 90 m herabsteigt.

In der Kieler Bucht [4]) endlich findet er sich sehr zahlreich in einer Tiefe von 12—22 m. Terebellides ist also ein Thier, das die grössten Schwankungen der Meerestemperatur und des Salzgehaltes ertragen kann, es ist ein eurythermes [5]) und euryhalines [5]) Thier.

Terebellides lebt in selbstgebauten Röhren; sie hält sich auf in sandigem Schlick, Mud, sandigem Lehm, todtem Seegras und rothen Algen [6]). Ihre Nahrung besteht aus den organischen Bestandtheilen ihres Aufenthaltsortes.

Die schon erwähnten Röhren (Fig. 20), in denen der Wurm sich aufhält, sind ziemlich dickwandige (0,5—0,6 mm), weniger feste Gebilde, vorne offen, hinten fast geschlossen, die der Hauptsache nach aus Mud bestehen und grösstentheils mit Sandkörnern und Muschelschalenfragmenten bedeckt sind. Sternförmige Gehäuse, die dadurch entstehen, dass sich die einzelnen Tentakeln

---

P. Tauber: Annulata Danica. p. 135.

R. Horst: Die Annelid. ges. während d. Fahrt des Willem Barents. p. 24.

E. v. Marenzeller: Die Coelent., Echinod. u. Vermes d. k. k. östreich-ungarischen Nordpolexped. p. 36.

H. J. Theel: Les annelides polychètes des mers de la Nouvelle-Zemble. p. 64 u. 65.

D. C. Danielssen: Beretning om en zool. Reise 1857. p. 55. Ferner: Beretning om en zool. Reise 1858. p. 123.

[1]) E. Grube: Annelidenausbeute S. M. S. Gazelle. p. 511.

[2]) E. Grube: Die Insel Lussin u. ihre Meeresfauna. p. 89.

[3]) K. Möbius: Die wirbellos. Thiere d. Ostsee. p. 109; Jahresber. d. Commiss. z. wissensch. Unters. d. deutsch. Meere 1872 u. 1873. p. 164. Ferner: Die auf der Fahrt nach Arendal gefang. Thiere. p. 152.

H. Lenz: Die wirbellos. Thiere der Travemünder Bucht. p. 11.

[4]) K. Möbius: Die wirbellosen Thiere d. Ostsee. p. 109.

[5]) K. Möbius l. c. p. 139.

[6]) Ibidem p. 109.

mit je einer eigenen Röhre, die von der Hauptröhre ausstrahlt, umgeben, wie sie bei einigen Terebellen vorkommen [1]), gehen Terebellides ab.

Im Aquarium des hiesigen Instituts hatte ich häufig Gelegenheit zu sehen, wie die Thiere mit Hülfe ihrer sehr dehnbaren Tentakeln die zum Aufbau der Röhren dienenden Stoffe herbeiholten und zur Bildung derselben verwendeten.

Die Röhren haben ungefähr dieselbe Länge wie das Thier; oft jedoch habe ich auch Würmer in Röhren gefunden, welche von dem Thiere nur zum kleinsten Theile ausgefüllt wurden. Dieser Umstand erklärt sich daraus, dass mit zunehmendem Alter und zunehmender Grösse das Thier seine Röhre verlängert.

Doch scheint der Wurm nicht an den Aufenthalt in seiner Röhre gebunden zu sein, denn die in den Behältern gehaltenen Thiere befanden sich häufig ausserhalb ihrer Röhren, nur in Mud und todtem Seegras liegend.

Die beim Fischen mit dem Schleppnetz gefangenen Würmer steckten freilich stets in ihren Wohnröhren; sie liessen gewöhnlich den vordersten Körpertheil, an dem Kiemen und Tentakeln sich befinden, frei hervorragen. Sobald sie ihrer Röhren beraubt werden, machen sie eine kurze Zeit hindurch lebhafte Schlängelungen ihres Körpers und rollen sich alsdann spiralig nach der Bauchseite um; dasselbe geschieht, wenn man die Thiere tödtet.

V. Grösse, Körperform und Körperanhänge.

Die in der Kieler Bucht gefangenen Exemplare haben im ausgestreckten Zustande eine Länge von 20—27 mm ergeben (Fig. 1 *a*). Die Dicke ist am Vordertheil am grössten, etwa 2—2,5 mm, und verändert sich in den ersten 19 Segmenten des Körpers fast gar nicht, während sie vom 20. Segmente an geringer wird und allmählig nach dem hinteren Ende zu abnimmt, wo sie am vorletzten Ringel nur 0,2 — 0,5 mm beträgt. Malmgren [2]) dagegen giebt die Länge der an der norwegischen Küste gefangenen Würmer auf 60 mm, die Breite derselben auf 6 mm an.

---

[1]) E. Grube: Zur Anatomie u. Physiologie der Kiemenwürmer. 1838. p. 18.

[2]) Nordiska Hafs-Annulater. p. 397.

Nach M. Sars[1]) und Quatrefages[2]) beträgt die Zahl der Segmete genau 56. Ich habe jedoch keine Constanz in der Segmentzahl gefunden. Sie schwankt zwischen 50 und 56 und zwar wird diese Schwankung durch die variirende Zahl der hinteren Segmete verursacht. Hinsichtlich der Gestalt der Segmente ist noch zu bemerken, dass, vom ersten und letzten Segmente abgesehen, dieselben im Vordertheile ungefähr 2 — 3 mal, in der hinteren Region 3—4 mal so breit als lang sind.

In der vorderen Region ist der Körper von Terebellides fast cylindrisch; vom 20. Segment an zeigt ein Querschnitt eine mehr ovale Gestalt. Dieses Oval nimmt vom Rücken nach dem Bauche allmählig an Breite zu. An der Ventralseite jedoch ist dasselbe nicht abgerundet, sondern die Körperwandung zeigt hier eine von 2 Längswülsten eingefasste Bauchfurche. Diese Bauchfurche wird nach hinten zu allmählig immer flacher und verschwindet an dem dem Aftersegment vorhergehenden Ringel vollkommen.

Es lassen sich am Körper des Wurmes drei deutlich geschiedene Regionen unterscheiden: Das Kopfstück (région céphalique Qtrf.), gebildet vom ersten Segmente, der Thorax (région thoracique Qtrf.) vom 2. bis 19. Segmente, und endlich das Abdomen (région abdominale Qtrf.) vom 20. Segment bis zum Körperende.

Schon von M. Sars[3]) sind diese 3 Abschnitte, wenngleich auch unvollständig charakterisirt, unterschieden worden, und ich will nun im Folgenden auf die Beschreibung jedes einzelnen Abschnittes näher eingehen.

1) Das Kopfstück (région céphalique Qtrf.).

Das Kopfstück wird, wie schon erwähnt, von dem ersten Körpersegment gebildet, das jedoch, den anderen Segmenten gegenüber, mancherlei Modifikationen erfahren hat. Es ist dasjenige Segment, welches den Mund enthält. Dieser ist von ovaler Gestalt und ganz vorne in der Längsaxe des Körpers gelegen, oben und unten von je einem fleischigen Lappen umgeben, welche von Savigny[4]) als Lippen bezeichnet werden.

---

[1]) Beskrivelser og Jagttagelser etc. p. 49.

[2]) Hist. nat. d. Annelés. tome II. p. 374, wo es heisst: regio anterior corporis 19, posterior 37 annulis composita.

[3]) Beskrivelser og Jagttagelser etc. p. 49.

[4]) Système des Annelides, principalement de celles des côtes de l'Egypte et de la Syrie. 1820. p. 23.

Der obere Lappen (Fig. 1 u. 2 *kl*) (Oberlippe Sav., Schirm Rathke), den ich nach Grube den Kopflappen nennen werde, ist wie bei den meisten Terebellaarten (T. conchilega Pall., T. Medusa, T. cirrata etc.) ungetheilt [1]) und trägt auf seiner dorsalen Seite die zahlreichen Kopftentakeln (Fig. 1 *te*).

Auf der Rückenseite in der Längsachse des Körpers gestreckt, wird der Kopflappen, indem er sich kreisförmig nach unten zu umbiegt, immer schmäler, und ist an der Stelle, wo seine Ränder ventralwärts nur durch eine schmale Spalte getrennt sind (Fig. 2), ungefähr halb so lang, wie an der dorsalen Seite.

Grube's [2]) Beschreibung des Kopfsegmentes von Corephorus elegans stimmt genau mit dem überein, was ich bei Terebellides gefunden habe; es heisst dort: „Das erste Segment enthält den Mund, ganz vorn gelegen in der Verlängerung der Längsachse, und sendet ein fleischiges Blatt ab, welches ihn von oben und von den Seiten überragt, indem es einen nur an der Bauchseite unterbrochenen Kreis beschreibt."

Unmittelbar unterhalb dieses Kopflappens befindet sich die Unterlippe (Fig. 1 u. 2 *ul*). Diese ist halbmondförmig, steht vom Munde ziemlich ab und ist etwas quer gefaltet; am lebenden Thiere ist sie in fortwährender Bewegung begriffen. Cirren befinden sich an derselben nicht.

Das erste Körpersegment ist sehr kurz und hat keine mit Borsten besetzten Parapodien, die allen anderen Segmenten, mit Ausnahme des letzten, zukommen; es befinden sich jedoch an ihm 2 halbringförmige Wülste. Der erste und vordere derselben (Fig. 1 u. 2 *w*) ist schmal, an der Ventralseite am dicksten und nimmt nach der Dorsalseite zu allmählig an Dicke ab, um sich endlich ganz in der allgemeinen Körperrundung su verlieren. Der zweite halbringförmige Wulst (Fig. 1 u. 2 w_1) ist an der Bauchseite fast doppelt so breit, als der vorhergehende und zeigt ebendaselbst zierliche Skulpturen. In der Mittellinie befindet sich eine halbkugelige Erhebung, darauf zu jeder Seite eine Vertiefung, an die sich wieder eine Erhöhung anschliesst, welche nach der Dorsalseite des Körpers keilförmig spitz zuläuft und sich, wie der vordere halbringförmige Wulst, allmählig in der Körperrundung ver-

---

[1]) Einen in 2 Lappen getheilten Kopflappen haben Terebella Scylla u. T. cincinnata. Vgl. Savigny l. c.

[2]) Wiegmann, Archiv f. Naturgesch. 1846. Bd. I. p. 161 u. 162. Taf. V. Fig. 1.

liert. Diese beiden Wülste sind vielleicht die letzten Ueberreste eines Halskragens, wie er bei einigen Terebellen [1]) und bei den Sabellen [2]) sich vorfindet.

Es bleibt nun noch übrig, die auf dem Kopflappen befindlichen Tentakeln etwas näher ins Auge zu fassen. Dieselben sitzen in Gestalt eines Halbringes auf dem vorderen oberen Rande dieses Kopflappens. Es ist schwer, die genaue Zahl derselben anzugeben, doch schätze ich sie auf 100 und mehr. Die längsten Tentakeln befinden sich dorsalwärts in der Mittellinie des Körpers; nach den Seiten hin nimmt ihre Grösse allmählich ab. Im unausgestreckten Zustande beträgt ihre Länge 0,5—1 mm, ihre Dicke beläuft sich auf ca. 0,008 mm. Während im unteren Theile die Tentakeln eine fast cylindrische Gestalt haben (Fig. 4 *a*), verbreitern sie sich an ihrem freien Ende und zeigen ebendaselbst an der Unterseite eine rinnenförmige Vertiefung, die dicht mit Cilien (Fig 4 *cl*) bekleidet ist. In ihrer ganzen Länge sind die Fühler quer gerunzelt und an den Rändern gefaltet (Fig. 4 *b*), wodurch sie befähigt sind, an unebenen Körpern leicht zu haften.

Es ist äusserst interessant, unter dem Mikroskop das Spiel dieser zierlichen Fühler zu beobachten, die sowohl zum Ergreifen, als zur Fortbewegung dienen. Nach allen Richtungen werden dieselben ausgestreckt und zwar vermögen sie sich bis zu einer Länge auszudehnen, welche die des Körpers übertrifft. Sorgfältig prüfen und betasten sie die Körper, welche sie herbeiziehen wollen, ehe sie dieselben ergreifen. Doch nicht allein zum Herbeiholen der Stoffe, die zum Aufbau der Röhren verwendet werden, auch zur Fortbewegung werden diese Tentakeln benutzt. Diese Fortbewegung geschieht dadurch, dass die dicken gefalteten Ränder des breiteren äusseren Endes sich mit der Seite, auf welcher die rinnenförmige Vertiefung sich befindet, der Unterlage anlegen. Nun wölbt sich der Faden höher empor, wodurch der zwischen Rinne und Unterlage befindliche Raum vergrössert wird. Der angelegte Theil des Fühlers wirkt also wie eine Saugscheibe, und durch Verkürzung des Tentakels wird alsdann der Körper gegen die Stelle hingezogen, an die der Fühler sich angelegt hat.

Nach Rathke [3]) sondern die Tentakeln von Amphitrite au-

---

1) E. Grube: Zur Anatomie u. Physiologie der Kiemenwürmer. 1838. p. 21.

2) Ibidem p. 25.

3) H. Rathke: Beiträge zur vergl. Anatomie u. Physiologie. In: Neuest. Schrift. d. Naturforsch. Gesellsch. i. Danzig. Bd. III. Heft 4. 1842. p. 59.

ricoma O. F. Müller in geringem Masse einen klebrigen Schleim ab. An den Fühlern von Terebellides habe ich jedoch keine Absonderung eines klebrigen Sekretes wahrgenommen.

Auch an dieser Stelle möchte ich wieder bemerken, dass Grube's[1]) Corephorus elegans in Betreff der Tentakeln vollkommen mit Terebellides übereinstimmt.

Abgerissen oder abgeschnitten bewegen sich die Fühler noch eine lange Zeit hindurch selbständig.

Nun noch einige Bemerkungen über den feineren Bau der Tentakeln. Wir finden in ihnen dieselben Elemente, wie wir sie weiter unten bei der Betrachtung des Hautmuskelschlauches am eigentlichen Körper kennen lernen werden: Zu äusserst eine zarte Cuticula (Fig. 4 *c*) und unter derselben eine aus hohen Cylinderzellen bestehende Hypodermis (Fig. 4 *hp*). Die Zellen derselben enthalten zum Theil ein gelbbraunes Pigment (Fig. 4 *c pi*), und ihr Inhalt ist feinkörniger, als der der Hypodermiszellen des Körpers. Auf der Innenseite der Hypodermis befindet sich eine dünne quer gestreifte Membran, vergleichbar der Stützlamelle der Hydroidpolypen.

Dieser Membran liegen innen die longitudinalen Muskeln in Form einzelner Faserzüge (Fig. 4 *lm*) an, die durch grössere oder kleinere Zwischenräume getrennt sind. In diesen Zwischenräumen finden sich auch die beiden Blutgefässe (Fig. 4 *gf*), auf die weiter unten bei der Betrachtung des Blutgefässsystems näher eingegangen werden soll.

Der von den 4 Schichten umschlossene Raum ist von einer bindegewebigen Masse in Form eines Netzes durchzogen; die einzelnen Fäden dieses Bindegewebes sind an einigen Stellen verdickt und lassen daselbst deutlich Kerne erkennen (Fig. 4 *bg*). Zur Bildung von wirklichen queren Dissepimenten, wie sie Mc. Intosh[2]) in den Fühlern von Magelona nachgewiesen hat, kommt es bei Terebellides nicht.

2) Der Thorax (région thoracique Qtrf.).
(2.—19. Segment).

Die Segmente des Bruststückes zeichnen sich vor dem eben

[1]) Wiegmann, Arch. f. Naturgesch. 1846. Bd. I. p. 162.

[2]) W. C. Mc. Intosh: Beiträge zur Anatomie von Magelona. In: Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. Bd. XXXI. Heft 3, 4. p. 57. Taf. XXXVIII. Fig. 5 *ds*.

besprochenen ersten Körperring durch das Vorhandensein der Parapodien aus. An den ersten 4 Thorakalsegmenten sind die nur aus einem dorsalen kegelförmigen Aste bestehenden Parapodien mit Haarborsten besetzt. Vom 5. Segment an befinden sich jedoch unterhalb dieser oberen Parapodialäste (Fig. 1 *dp*) schwache wulstförmige Erhabenheiten, die mit einer grossen Anzahl Hakenborsten bekleidet sind (Fig. 1 *vp*) und die den unteren Parapodialästen der übrigen Chaetopoden entsprechen. An den ersten neun Segmenten dieses Körperabschnittes befinden sich an den Seiten und am Bauch starke Wülste (Fig. 1 *bs*), die mit ihrem hinteren Rande an der Körperwandung befestigt, an ihrem vorderen Rande aber frei sind. Dieselben werden nach hinten zu schmäler; sie greifen dachziegelig über einander, so dass der freie Rand des nächstfolgenden Wulstes den festen Rand des vorhergehenden deckt.

An ihrem dorsalen Ende bilden sie die schon vorher erwähnten oberen konischen Parapodialäste.

Diese scharf begrenzten Wülste finden sich auch bei Terebellen [1]) und erinnern an die Bauchschilder der Sabellen [2]). Eine Bauchrinne, wie sie Grube [3]) bei Terebella multisetosa Gr. beschreibt, und die Längsfurchen, die derselbe Forscher an der Bauchseite des 3. und 4. Segmentes bei Corephorus elegans Gr. [4]) gesehen hat, finden sich bei Terebellides nicht vor.

Vom 10. Segment an fehlen diese Bauchschilder und man findet an ihrer Stelle einfache wulstförmige Erhabenheiten, die zunächst dem vorderen Theile der Segmente genähert sind, allmählig aber immer mehr nach dem hinteren Segmenttheile rücken. An ihrer dorsalen Seite stehen sie in Form kegelförmiger Erhebungen von der allgemeinen Leibeswandung ab und bilden die dorsalen Aeste der Füsschen, während die ventralen Parapodialäste nur schwache Erhebungen unterhalb der oberen bilden.

Betrachten wir jetzt die in den Parapodien befindlichen Borsten etwas näher. Die dorsalen Parapodialäste sind mit Haarborsten (Fig. 6) ausgestattet, welche wie die später zu betrachtenden Hakenborsten aus Chitin bestehen. Die Haarborsten sind einzeilig angeordnet und alle von ungleicher Grösse, doch lassen sich deut-

---

[1]) E. Grube: Zur Anatomie u. Physiologie der Kiemenwürmer. 1838. p. 20.

[2]) E. Grube l. c. p. 20.

[3]) Ibidem p. 20.

[4]) Wiegmann, Arch. f. Naturgesch. 1846. Bd. I. p. 162.

lich 2 Arten derselben unterscheiden, grössere dickere und zwischen diesen kleinere schwächere (Fig. 7 u. 8 *b*). Alle lassen auf ihrer Oberfläche eine feine Längsstreifung erkennen (Fig. 6 *a*) und sind hohl. Die grösseren haben eine Länge von 1,130—1,475 mm und an ihrer dicksten Stelle einen Durchmesser von 0,0148—0,0166 mm, während die kleineren 0,885—0,983 mm lang und 0,0092—0,011 mm dick sind. Die Zahl dieser Haarborsten in den Parapodien ist nicht konstant; es finden sich deren ca. 14—20 vereinigt vor, wovon die Hälfte auf die grossen, die Hälfte auf die kleinen kommt. An ihrem äusseren Ende sind sie schwach knieartig gebogen und zwar legt sich das Ende der kleinen Haarborsten über die grösseren. Randblättchen [1]) an der Spitze derselben fehlen. Auch entbehren die Parapodien der sogen. Stützborsten (aciculae [2]), wie sie bei einigen polychaeten Anneliden vorkommen.

Die Bekleidung der unteren Parapodialäste besteht aus den sog. Hakenborsten (Fig. 7 u. 8 b_1), welche im Gegensatz zu den Haarborsten in 2 Reihen angeordnet sind. Auch von diesen giebt es 2 Arten. Die Hakenborsten des 5. Thorakalsegmentes (Fig. 6 *b*), welche, wie auch die folgenden, nur zum kleinsten Theile aus der Haut hervorragen, haben an ihrer Spitze die Gestalt eines Vogelkopfes.

Der schnabelartige Fortsatz ist unter einem stumpfen Winkel gegen den Stiel geneigt und, wie auch die nachfolgenden Hakenborsten, mit der Spitze nach dem Hintertheil des Körpers gewendet. Der eigentliche Stiel ist schwach gebogen und zeigt eine Längsstreifung, welche dem schnabelartigen Fortsatze abgeht. Sie sind zu 15 oder 16 in einem Parapodium vereinigt; ihre Länge beträgt 0,3—0,4 mm, ihre Dicke 0,016—0,016 mm.

Die übrigen Hakenborsten (Fig. 6 *c*) sind sigmaförmig gebogen, besitzen nur einen kurzen schnabelförmigen Fortsatz, aber oberhalb desselben noch 3 feine Zähnchen. Unterhalb der kopfförmigen Verdickung schwillt ihr Stiel noch einmal etwas an, um

---

[1]) E. Grube: Zur Anatomie u. Physiologie der Kiemenwürmer p. 19.

[2]) J. W. Spengel: Oligognathus Bonelliae, eine schmarotzende Eunicee. In: Mitthlgn. aus d. zool. Stat. in Neapel. 1881. p. 16.

A. de Quatrefages: Hist. nat. d. Annelés. p. 25. Taf. II. Fig. 14 u. 15.

W. Mau: Ueber Scoloplus armiger. p. 10.

dann in gleicher Dicke bis zum inneren Ende zu verlaufen. Auch sie zeigen eine feine Längsstreifung. Sie sind in einer Anzahl von 25—28 zweizeilig in den Parapodien angeordnet; ihre Länge beträgt 0,2—0,26 mm, ihre Dicke 0,074—0,09 mm.

Auch Grube's[1]) Schilderung des Bruchstückes von Corephorus stimmt im wesentlichen mit der eben gegebenen überein.

Ich gehe jetzt zur Besprechung der Kiemen über, welche dem 2. Segmente aufsitzen. Terebellides gehört also zu den Térébelliens branchiés Qtrf. Die besondere Form und Gestalt dieser Kiemen (Fig. 1 *k* und Fig. 5) veranlasste M. Sars, den Wurm nicht unter die Terebellen zu rechnen, sondern ihn als eine besondere Gattung aufzustellen. Was die früheren Forscher[2]) über die Gestalt der Kiemen mittheilen, kann ich bestätigen. Während bei den Terebellen zu beiden Seiten der vorderen Körpersegmente baumartig verzweigte Gebilde sich befinden, die als Kiemen fungiren, sind die vorhandenen 4 Kiemen von Terebellides auf einem breiten aufrechtstehenden Stiele (Fig. 1 u. 5 *kst*) an der Dorsalseite des zweiten Körpersegmentes befestigt. Es sind 2 grössere und 2 kleinere vorhanden und zwar ist die Anordnung derselben eine solche, dass die beiden kleineren unteren von den grösseren oberen überdacht werden. Die ganze Länge der Kiemen beträgt ca. 3 mm, ihre Lage ist eine horizontale.

Während die grösseren Kiemen sich nach vorne über den gemeinsamen Stiel hinaus erstrecken, zweigen sich die kleinen erst hinter dem Stiel oberhalb des 3. Segmentes von den grossen ab; sie erstrecken sich alsdann bis zum 7. Körpersegmente. Die Kiemen haben die Gestalt eines Kammes, dessen einzelne Zähne von hinter einander stehenden Platten gebildet werden (Fig. 5 *kp*). Aehnliche Kiemen, einem vielzähnigen Kamme vergleichbar, beschreibt Rathke[3]) bei Amphitrite auricoma O. F. Müller.

Die Zahl der einzelnen Platten beträgt für die grossen Kiemen 50—56; ihre Gestalt ist nierenförmig (Fig. 5 *b. okp*). Die 22. Platte erreicht die grösste Höhe (ca. 0,413 mm); von dieser an nehmen sie nach beiden Seiten hin an Höhe ab; am hinteren

---

[1]) Wiegmann, Arch. f. Naturgesch. 1846. Bd. I. p. 162.

[2]) M. Sars, Beskrivelser og Jagttagelser etc. p. 49.

A. J. Malmgren: Öfvers. af Kongl. Vet. Akad. Förh. 1865. No. 1. p. 396.

A. de Quatrefages: Hist. nat. des Annelés. Bd. II. p. 374.

[3]) Beiträge zur vergl. Anatomie u. Physiologie. p. 59.

Ende bilden sie zuletzt nur noch schwache Höcker. Die hintersten Zipfel der grossen Kiemen sind etwas gedreht.

Die Platten der kleinen Kiemen (Fig. 5 *b. ukp*) haben eine fast dreieckige Gestalt; sie sind etwas dicker, als die der grossen (ca. 0,05 mm), dahingegen beträgt die grösste Höhe der vorderen nur 0,17 mm. Auch sie nehmen nach hinten zu allmählig an Grösse ab. Es sind deren 12—15 auf jeder Kieme vorhanden.

Um nun wieder einen Vergleich mit dem von Grube[1]) beschriebenen Corephorus elegans Gr. anzustellen, so findet sich in Betreff der Kiemen allerdings ein Unterschied. Es heisst nämlich bei ihm: „Die Kieme läuft hinten in 2 freie Zipfel aus; sie besteht aus senkrecht hinter einander stehenden Lamellen und wird von einem kurzen dicken, fein quergestreiften Stiel getragen. Diese Kieme bildete, soweit ich mich überzeugen konnte, nur ein Ganzes, einen ununterbrochen fortlaufenden Kranz von kammartig an einander gefügten Blättern, nicht wie bei Terebellides 4 Kämme. Sie erstreckt sich über drei Segmente".

Im Kiemenstiel sind dieselben Elemente vorhanden, wie in der Körperwandung. Der Stiel ist quergestreift und besteht zu äusserst aus der Cuticula (Fig. 5 *c*); unter dieser befindet sich eine ansehnliche Hypodermis (Fig. 5 *hp*), alsdann eine dünne Ringmuskelschicht (Fig. 5 *rm*) und zu innerst eine ziemlich starke Längsmuskelschicht (Fig. 5 *lm*), die sich auch an dem gemeinsamen Podium der Kiemenplatten ausbreitet. Doch ist es mir nicht gelungen, an dieser Stelle circuläre Muskeln zu finden. Besonders interessant ist das Studium der Kiemenplatten (Fig. 5 *a*). Sie bestehen aus einer zarten Cuticula (Fig. 5 *a. c*) und einer aus Cylinderzellen gebildeten Hypodermis (Fig. 5 *a. hp*). Diese Hypodermis wird durchsetzt von Muskelzügen, die von den Muskelsträngen des gemeinsamen Podiums ausgehend, parallel dem äusseren Rande der Kiemenplatten verlaufen (Fig. 5 *a. mu*). An der Aussenseite sind diese Stränge mit Cilien besetzt (Fig. 5 *a* u. *b. cl*), die jedenfalls bei der Athmung von wesentlichem Nutzen sind. Jede einzelne Platte ist aus 2 Stücken zusammengesetzt, die durch einen kleinen Zwischenraum (Fig. 5 *a. r*) getrennt und nur an dem Aussenrande mit einander verbunden sind. Dieser Zwischenraum, eine Fortsetzung des Kiemenraumes und somit auch der ganzen Leibeshöhle, erweitert sich an der Aussenseite zu einer runden Höhlung, in der ein Blutgefäss verläuft (Fig. 5 *a. gf*). Der Raum des Kie-

[1]) Wiegmann, Archiv für Naturgesch. 1846. Bd. I. p. 162.

menstiels und des Podiums wird von einem ähnlichen Bindegewebe durchzogen, wie ich es schon oben in den Tentakeln beschrieben habe und das zur Stütze der Blutgefässe dient.

3) Das Abdomen (région abdominale Qtrf.).

Schon auf den ersten Blick lässt sich diese letzte Region des Körpers von der vorhergehenden unterscheiden. Die Segmente sind mit nur einästigen Parapodien versehen (Fig. 1 *fl*). Diese sind abgeplattet, nach hinten gerichtet und an ihrem freien Ende, das mit vielen chitinösen Häkchen besetzt ist, breiter als an der Basis. Mit Ausnahme des letzten Segmentes sind alle Abdominalsegmente mit diesen sog. Flösschen versehen. Ein Abschnitt, der wie bei den Hermellen [1]) ganz von diesen schaufelförmigen Füsschen entblösst ist (région caudale Qtrf.), und der auch bei gewissen Terebellen [2]) vorkommt, findet sich bei Terebellides nicht. Der Körper zeigt auch hier wieder halbringförmige Wülste an der Ventralseite und zwar kommen deren je 2 auf ein Segment. Der hintere Wulst trägt die Flösschen.

Die letzten Körpersegmente sind schwach ausgebildet und nur an den Parapodien erkennbar. An der Bauchseite befindet sich die schon oben erwähnte Bauchrinne. Unter dem Mikroskop sieht man am freien Rande der Füsschen einen messinggelben Schimmer, als dessen Ursache man die kleinen Häkchenborsten findet (Fig. 22 *h*). Die Zahl dieser Hakenborsten ist nicht konstant, doch nimmt dieselbe von vorne nach hinten ab. An den vorderen Flösschen habe ich 47—50, an den hinteren meist nur 35 Häkchenborsten gefunden. Sie lassen 4 feine kammartige Einschnitte (Fig. 6 *d. h*) erkennen, welche stark nach der Basis zu geneigt sind. Schon Savigny [3]) beschreibt derartige Häkchen bei Terebellen. An ihrer oberen Seite sind sie 0,005—0,007 mm, an ihrer unteren 0,009—0,012 mm breit und ca. 0,018 mm lang. Die Häkchen sind in chitinöse Borsten (Fig. 6 *d. t*) eingelenkt, deren Zahl die doppelte der Häkchen ist. Diese Borsten sind in dem Flösschen zu einem Bündel vereinigt, welches ihm Steifigkeit verleiht und seine Function als motorisches Organ erleichtert. Claparède [4]),

---

[1]) A. de Quatrefages: Hist. nat. des Annelés. p. 17. Bd. I. Taf. XIII. Fig. 2 *e*.

[2]) Ibidem. Bd. II. p. 341.

[3]) Savigny: Système des Annelides. 1820. p. 84.

[4]) E. Claparède: Les annélides chétopodes du golfe de Naples. 1868. p. 387.

der diese Borsten bei den Terebellen beschreibt, nennt sie soies de soutien ou soies tendons, Williams tensores et laxatores hamulorum. Ihre Länge beträgt ca. 0,164—0,192 mm, ihre Dicke 0,0013—0,0017 mm.

Ein kleines Bündel einfacher Borsten, wie es Quatrefages[1]) auf der Vorderseite am unteren Rande der hinteren Parapodien von Terebellen beschreibt, habe ich bei Terebellides nicht gefunden.

Das letzte Körpersegment hat keine Fussstummel und ist bedeutend breiter als die vorhergehenden Segmente (Fig. 3). An seiner Endfläche mündet der Darm nach aussen, es ist das Aftersegment. Die Analöffnung (Fig. 1 *af*) ist etwas ventral gelegen und von zahlreichen Falten umgeben (Fig. 3 *af*). Unter dem Mikroskop am lebenden Thiere beobachtet, sieht man dieselbe mit vielen Cilien bekleidet.

Terebellides lässt am ganzen Körper eine feine Ringelung erkennen. Die Dorsalseite ist in der ganzen Länge ohne die Einschnitte und Wülste, welche wir am Bauche deutlich erkennen können. Im lebenden Zustande sieht der Wurm wegen der durchscheinenden Blutgefässe röthlich aus.

Aus dieser Beschreibung der äusseren Körperverhältnisse ergiebt sich, dass Terebellides Stroemii, mit Ausnahme der Kiemen, im Wesentlichen mit der Gattung Terebella übereinstimmt. Die Gattungsmerkmale von Terebellides sind also: Körper in 3 Regionen geschieden. Kopfstück mit zahlreichen Tentakeln auf dem Kopflappen. Bruststück mit zweiästigen Parapodien, der dorsale Ast mit Haarborsten, der ventrale mit Hakenborsten. Abdomen mit einästigen Parapodien, die an ihrem freien Ende Häkchenborsten tragen. Vier kammförmige, einem gemeinsamen Stiele aufsitzende Kiemen.

Ich wende mich nun zur Darstellung der feineren, anatomisch-histologischen Verhältnisse, wobei ich folgende Ordnung befolgen werde: Hautmuskelschlauch, Leibeshöhle, Verdauungstraktus nebst Speicheldrüsen, Nervensystem, Gefässsystem und Blutlauf, Generationsorgane.

[1]) Hist. nat. des Anneles. Bd. II. p. 340. Taf. XIV. Fig. 5.

VI. Der Hautmuskelschlauch.

Der Hautmuskelschlauch besteht wie bei allen Anneliden, so auch bei Terebellides aus 4 über einander liegenden Schichten: der Cuticula, der Hypodermis, der Ringmuskel- und der Längsmuskelschicht.

a) Die Cuticula (Fig. 7, 8, 9 *a. c*).

Die äusserste Körperschicht, die Cuticula (épiderme Qtrf.) bekleidet das ganze Thier, auch die Kiemen und Tentakeln, an denen sie sich besonders durch Zartheit auszeichnet. Sie ist überhaupt am ganzen Körper sehr zart und fein zu nennen, eine Beschaffenheit, die wir bei allen tubicolen Anneliden finden. Ursache dieser Zartheit ist wohl der besondere Schutz, welcher diesen Thieren durch ihre Röhren zu Theil wird. Während die Cuticula am vorderen Körperpole eine Stärke von 0,0012—0,0015 mm besitzt, nimmt dieselbe nach dem Hinterende zu an Dicke ab (ca. 0,0009—0,001 mm). Es ist mir nicht gelungen, von lebenden Thieren völlig freie Präparate derselben zu erhalten, da bei einem solchen Versuche stets die unter der Cuticula liegenden Körperschichten, Hypodermis und Muskeln, an derselben haften blieben. Eine Behandlung der Thiere mit erwärmter Kalilauge oder erwärmten verdünnten Mineralsäuren ergab ebenfalls ein negatives Resultat, denn die Cuticula löste sich, wie alle anderen Körpertheile, in diesen Reagentien vollständig auf. Erst beim längeren Liegen des Thieres in kalter Kalilauge gelang es mir, die Cuticula fast ganz frei von den unter ihr liegenden Schichten zu erhalten. Die besten Präparate erhielt ich jedoch von in Verwesung übergegangenen Thieren, von denen sie sich mit Leichtigkeit ablösen liess.

Die Cuticula stellt eine hyaline Membran dar, die ihrer Matrix, der Hypodermis, überall fest anliegt. Eine Flächenansicht (von aussen) bei starker Vergrösserung (Immersion) liess in der Cuticula eine feine Streifung erkennen (Fig. 9). Die Streifen kreuzen sich unter rechten Winkeln, eine Beschaffenheit, wie sie auch von Leydig[1]), Claparède[2]) und Mojsisovics[3]) bei anderen

[1]) Fr. Leydig: Ueber Phreoryctes Menkeanus Hoffm. In: M. Schultze's Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. I. Heft 2 und 3. p. 255.

[2]) E. Claparède: Histologische Unters. über den Regenwurm. In: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XIX. p. 567.

[3]) A. v. Mojsisovics: Kleine Beiträge zur Kenntniss der An-

Anneliden beobachtet ist. Nach F. E. Schulze sind, wie Mojsisovics mittheilt, die Fasern dieses Streifensystems isolirbar und es lassen sich auf Querschnitten 2 verschiedene Schichten derselben unterscheiden, eine dünne innere circuläre und eine äussere längsverlaufende.

Bei Terebellidis ist es mir an keinem Querschnitte gelungen, diese beiden Schichten zur Anschauung zu bringen, wie es Vejdovsky[1]) bei Oligochaeten gelungen ist.

Diese sich kreuzenden Streifen sind auch die Ursache des Irisirens vieler Anneliden, einer Eigenschaft, von der ich bei Terebellides nichts wahrgenommen habe, und die übrigens auch den Terebellen abgeht.

Bei keiner Vergrösserung war es mir möglich, Poren in dieser chitinösen Hülle aufzufinden, selbst nicht an den günstigsten Stellen, wie an der Spitze der Tentakeln, wo doch die Cuticula sehr zart ist. Auch die Querschnitte durch den Körper liessen keine solche Porenkanäle erkennen. Oeffnungen finden sich in der Cuticula nur an der Spitze der Parapodien, wo die Borsten über die Haut hervorragen, und zwar hat jede einzelne Borste ihre eigene Austrittsöffnung.

An dieser Stelle sei es mir auch erlaubt, eines Parasiten zu gedenken, welcher der äusseren Körperwandung aufsitzt. Fast auf allen Exemplaren des Wurmes fand ich zahlreiche Vorticellen, welche besonders den Vorderkörper in grosser Menge bedecken. Auch Kiemen und Tentakeln waren reichlich mit denselben besetzt. Diese Erscheinung ist keine sehr auffallende, da man auch bei anderen Meeresanneliden häufig Gelegenheit hat, diese Vorticellen zu beobachten, so bei Nephthys ciliata O. F. Müller, Terebella Johnstoni, Pectinaria belgica Pall u. a.

b) **Die Hypodermis** (Fig. 9 *a* u. 9 *b*).

Die Matrix der Cuticula wird bei Terebellides von einer ansehnlichen Hypodermis (derme Qtrf., corium Rathke) (Fig. 7 u. 8 *hp*) gebildet. Dieselbe liegt der Cuticula stets dicht an und bildet am Rücken eine bis 0,022 mm dicke Schicht; in den Parapodien wird sie etwas schwächer, von da an nimmt sie nach der Bauchseite hin an Dicke zu und schwillt daselbst, wenigstens in

---

neliden I. In: Bd. LXXVI der Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Abthlg. I. Juni-Heft. 1877. p. 212.

[1]) G. Vejdovsky: Beiträge zur vergl. Morphologie der Anneliden. I. 1879. p. 11.

den ersten Segmenten, welche die Bauchschilder tragen, zu einer Stärke von 0,078—0,09 mm an. Die Bauchschilder sind lediglich als Ausstülpungen der von der Cuticula bekleideten Hypodermis zu betrachten. Nach dem Körperende zu nimmt die Hypodermis allmählig an Dicke ab. Messungen derselben an den hintersten Segmenten ergaben an der Dorsalseite eine Stärke bis zu 0,009 mm, an der Bauchseite eine solche von 0,016 mm.

Die Hypodermis besteht überall aus einer Lage von hohen Cylinderzellen mit deutlichen Kernen (Fig. 9 *a z*), wie sie auch bei anderen Anneliden beschrieben sind. Die Länge dieser Zellen beträgt ca. 0,04 mm, ihre Dicke 0,005 mm; ihr Inhalt besteht aus einem granulirten Protoplasma. Dass der Inhalt dieser Zellen in den Tentakeln feinkörniger ist, als an den übrigen Körpertheilen, wurde von mir bereits erwähnt.

Eine Flächenansicht dieser Hypodermis (Fig. 9 *b*) lässt ein ähnliches Bild erkennen, wie es Claparède beim Regenwurm beschrieben hat. Seine sogen. „Wabenräume" [1]), die sehr einfachen einzelligen intercellularen Drüsen gleich sein sollen, entsprechen den eben erwähnten säulenförmigen Zellen; nur ist es ihm nicht gelungen, Zellkerne in ihnen aufzufinden.

Es ist sehr schwer, auf Querschnitten die Zellgrenzen genau zu erkennen, während man die Zellkerne, besonders an den mit Saffranin gefärbten Präparaten, stets mit Leichtigkeit erkennen kann. Zwischen diesen cylindrischen Zellen werden von einigen Forschern beim Regenwurm [2]), bei Magelona [3]) kolbig verdickte, bisweilen flaschenförmige Zellen beschrieben, die nach aussen durch Poren der Cuticula münden.

Allerdings habe ich auf einigen Präparaten sich stärker färbende Zellen, wie es ja meist mit Drüsenzellen der Fall ist, wahrgenommen, doch unterscheiden sie sich von den daneben liegenden Zellen in keinen weiteren Punkten. Vielleicht entsprechen dieselben Drüsenzellen, eine Ansicht, die ich jedoch nicht als fest hinstellen will.

Zwischen den Zellen der Hypodermis befindet sich eine körnige Intercellularsubstanz (Fig. 9 *a* u. 9 *b z w*), dem Balkennetze

---

[1]) E. Claparède: Histol. Unters. über den Regenwurm. In: Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XIX. p. 569.

[2]) A. v. Mojsisovics: Kleine Beiträge zur Kenntniss der Anneliden. I. p. 3.

[3]) W. C. Mc. Intosh: Zur Anatomie v. Magelona. p. 11.

Claparède's[1]) entsprechend. In dieser Masse befinden sich bei manchen Anneliden stäbchen- oder spindelförmige Gebilde[2]), die zu mehreren in Zellen eingeschlossen sind. Es ist mir nicht gelungen, solche bei Terebellides aufzufinden. In manchen Zellen der Hypodermis habe ich ein gelbbraunes Pigment gefunden, åhnlich demjenigen, das von mir oben bei der Besprechung der Tentakeln erwähnt ist.

c) Die Muskulatur.

Die Muskellagen des Wurmes haben niemals die Dicke, welche sie bei freilebenden Anneliden und selbst bei gewissen Röhrenbewohnern wie Sabella, Serpula u. a. erreichen. Als äusserste Schicht, der Hypodermis unmittelbar anliegend, finden wir circuläre Muskeln und unterhalb dieser longitudinale Muskelbänder. Ausser diesen finden sich in der Brustregion noch die sogen. schrägen Muskeln, welche von der Ventralseite des Körpers zu den Parapodien gehen, und endlich in dem letzten Theile des Hinterkörpers Muskelfasern, die von Rücken und Bauch an die Muskeln des Darmes herantreten.

Eine Theilung der Leibeshöhle durch Muskeltafeln in 3 Längskammern, wie sie nach Claparède[3]) bei vielen Terebellen vorkommen soll, findet bei Terebellides nicht statt. Auch ist es mir nicht gelungen, ein Vorhandensein von dorsoventralen Muskeln, die sich in senkrechter Richtung zu jeder Seite des Darmes vom Rücken zum Bauche erstrecken und die von Spengel[4]) und Mau[5]) bei anderen Meeresanneliden beschrieben werden, zu konstatiren.

Ich will jetzt die einzelnen Muskellagen etwas näher in's Auge fassen und bei dieser Betrachtung von der Ringmuskulatur ausgehen.

Auf Querschnitten lässt sich die circuläre Muskelschicht (Fig. 7, 8, 22 *rm*) unmittelbar unter der Hypodermis deutlich erkennen. Sie erreicht an der Dorsalseite und den Lateralseiten des Körpers eine Dicke von 0,009—0,013 mm. In den Parapodien, deren In-

---

[1]) Histol. Unters. über den Regenwurm. p. 568.
[2]) E. Claparède: Les annélides chétop. de Naples. p. 14.
W. Mau: Ueber Scoloplos armiger. p. 17.
Mc. Intosh: Zur Anatomie von Magelona. p. 11.
[3]) Les annélides du golfe de Naples. p. 17.
[4]) Oligognathus Bonelliae. p. 17.
[5]) Ueber Scoloplos armiger. p. 19.

nenseite ganz von der Ringmuskulatur ausgekleidet wird, ist diese Muskelschicht von fast gleicher Stärke wie die Hypodermis.

In den ersten Segmenten des Körpers, welche mit den oben erwähnten dicken Bauchschildern versehen sind, bilden die Ringmuskeln unterhalb des Bauchmarks eine polsterförmige Verdickung (Fig. 12), die eine Stärke von 0,069—0,128 mm erreicht. Vom 10. Segmente an nimmt dieses Polster allmählig wieder an Höhe ab, um sich am Uebergange in's Abdomen ganz zu verlieren.

Je weiter nach dem Körperende zu, desto geringer wird die Stärke der Ringmuskelschicht; eine Messung in den letzten Segmenten ergab nur eine Dicke von 0,003—0,004 mm. Es ist im Abdomen noch eine interessante Erscheinung zu erwähnen. Die Ringmuskeln liegen hier nicht überall der Hypodermis unmittelbar an, sondern an der dorsalen Basis der Parapodien theilt sich die circuläre Muskelschicht in 2 Theile (Fig. 22). Der eine Theil geht in die Parapodien, wie wir es am Thorax haben kennen lernen. Der andere innere dagegen trennt sich von diesem, um quer durch die Leibeshöhle zur ventralen Basis des Füsschens zu verlaufen und auf diese Weise den Raum der Parapodien von der übrigen Leibeshöhle abzutrennen. An der Ventralseite vereinigen beide sich wieder, um über, nicht wie im Bruststück unter dem Bauchmarke zu verlaufen. Die Ringmuskulatur der Kiemen habe ich schon oben abgehandelt.

Im Grossen und Ganzen verlaufen die einzelnen circulären Muskelfasern einander parallel, lassen jedoch an einzelnen Stellen Lücken für den Durchtritt von Gefässen frei. Ein Verlaufen der Längsbündel zwischen den Ringmuskeln, wie es von Claparède[1]) beim Regenwurm beschrieben ist, findet bei Terebellides nicht statt. Circuläre Muskelfasern, welche geschlossene Ringe bilden, habe ich nicht gesehen. Die einzelne Muskelfaser stellt einen homogenen Strang dar und unterscheidet sich durch nichts von den weiter unten zu beschreibenden Längsfasern. Eine kernhaltige intramuskuläre Bindesubstanz, wie sie von Claparède[2]) bei Lumbricus terrestris L. beobachtet ist, findet sich bei Terebellides nicht.

Die Längsmuskeln bilden keine zusammenhängende Schicht, welche die innere Seite der Leibeshöhle auskleidet, sondern sind zu einzelnen Bündeln vereinigt. Dieser Bündel finden sich 4, und

---

[1]) Histol. Unters. über den Regenwurm. p. 572.

[2]) Ibidem p. 572.

zwar 2 am Rücken und 2 am Bauche (Fig. 7, 8, 22 *dlm* u. *vlm*), so dass sie 4 Furchen zwischen sich freilassen, eine dorsale, eine ventrale und zwei laterale für die Parapodien. Jedes dieser Längsbündel ist von einer bindegewebigen Scheide umgeben (Fig. 7, 8, 22 *v*): eine kernhaltige Bindesubstanz [1]) zwischen den einzelnen Fasern giebt es ebensowenig, wie bei den schon beschriebenen Ringmuskeln.

Wir wollen zunächst den Verlauf der dorsalen Längsmuskeln näher betrachten (Fig. 7, 8, 22 *dlm*). Dieselben nehmen ihren Anfang in den Tentakeln und im Kopflappen, wo sie sich in Form einzelner Längsfasern vorfinden. Erst im 2. Segmente beginnt eine Scheidung in 2 zur Medianlinie des Körpers rechts und links liegende Bündel. Diese Bündel sind auf allen Querschnitten durch den Wurmkörper mit Leichtigkeit zu erkennen. Mit ihrer breiten Seite liegen sie zum grössten Theile den Ringmuskeln an, heben sich jedoch von denselben an der Insertionsstelle der Parapodien ein wenig ab. Hier sind sie auch am breitesten und verlaufen nach der dorsalen Mediane keilförmig spitz zu, wo sie eine dorsale Furche (ligne dorsale longitudinale Clap.) zwischen sich frei lassen. In der Brustregion sind diese Längsmuskelbündel am mächtigsten entwickelt; ihre Breite beträgt dort ca. 0,59 mm, während ihre Dicke sich auf ca. 0,14 mm beläuft. Im Hinterkörper behalten sie dieselbe Form bei, ihre Grösse ist aber, entsprechend der Grösse des Körpers, geringer geworden. Eine Messung derselben ergab eine Breite von ca. 0,31 mm, eine Dicke von ca. 0,059 mm.

Den Anfang der Bauchmuskelzüge (Fig. 7, 8, 22 *vlm*) bilden die Längsmuskelfasern an der ventralen Seite des Kopflappens, sowie diejenigen der Unterlippe. Auch diese beginnen erst im 2. Körpersegmente sich in 2 getrennte Bündel zu ordnen, und zwar getrennt durch die aus dem Bauchmark kommenden seitlichen Nervenfasern. In die zwischen den ventralen Längsmuskelbändern befindliche Furche (ligne ventrale Clap.) rückt das Bauchmark allmählig hinein, wird jedoch zunächst nicht von den Längsmuskeln unmittelbar berührt, sondern ist durch die unten zu besprechenden schrägen Muskeln (Fig. 7, 8 *s*) von ihnen getrennt. Erst wenn die schrägen Muskeln mehr seitwärts rücken und die ventralen Bündel demgemäss in 2 Theile theilen (Fig. 21 *s*), liegt das Bauchmark ihnen unmittelbar an. Die Gestalt der einzelnen Bün-

---

[1]) E. Claparède: Histol. Unters. über den Regenwurm. p. 575.

del ist ganz diejenige der dorsalen, nur mit dem Unterschiede, dass ihre keilförmig spitz auslaufende Seite nicht der zwischen ihnen befindlichen Furche, sondern den Parapodien zugekehrt ist. Ihre Breite beläuft sich auf ca. 0,74 mm, ihre Dicke auf 0,16 mm.

Am Anfange des Abdomens beginnt jedoch eine wesentliche Gestaltsveränderung dieser ventralen Längsmuskelzüge. Ihre bisher abgeplattete Form verwandelt sich in eine mehr walzenförmige (Fig. 22 *vlm*).

Wie schon oben bemerkt, nimmt hier die ventrale Bauchfurche ihren Anfang, und die Bildung dieser Bauchfurche wird eben durch die Gestalt der ventralen Längsmuskeln veranlasst. Die Bündel rücken vollkommen vom Bauchstrange ab nach den Parapodien zu, ihre Stärke beträgt ca. 0,11 mm im Durchmesser.

Es ist mir gelungen, die Muskelfasern durch mehrere Segmente hindurch zu verfolgen, wie es ebenfalls Spengel[1]) bei Oligognathus beobachtet hat. Von Längsfasern, die den ganzen Körper durchziehen, habe ich keine Spur entdeckt. Die einzelnen Fasern sind ebenso, wie die der Ringmuskeln, homogene Gebilde, welche eine Stärke von 0,009 mm besitzen. Querschnitte durch dieselben zeigen das Bild einer kleinen Ellipse oder eines Oval's. Sowohl Ring- als Längsmuskelfasern stimmen in ihrer Struktur vollkommen mit einander überein. Mir ist es ebensowenig wie Vejdovsky[2]) und Claparède[3]) gelungen, eine Scheidung der Fasern in eine helle Rinden- und eine körnige Marksubstanz wahrzunehmen, wie sie nach Leydig[4]) bei den Hirudineen vorkommt. Ebensowenig habe ich kernführende Muskeln gefunden.

In den letzten 22—27 Segmenten finden sich Muskeln vor, welche an der Grenze der Segmente von Rücken und Bauch an den Darm herantreten (Fig. 22 *mm*). Vom Darme ausgehend verlaufen dieselben nach der Ringmuskelschicht in der Medianlinie des Körpers, um zwischen den einzelnen Fasern derselben spitz auszulaufen.

Ich muss jetzt noch die schrägen Muskeln und die kurzen Borstenmuskeln einer Betrachtung unterwerfen. Die schrägen Muskeln (Fig. 7, 8 u. 21 *s*) befinden sich nur in den Segmenten des Thorax; in den übrigen Körpersegmenten fehlen sie. Solche

---

[1]) Oligognathus Bonelliae p. 17.
[2]) Beiträge zur vergl. Morphologie der Anneliden I. 1879 p. 14.
[3]) Histol. Unters. über den Regenwurm p. 572.
[4]) Vom Bau des thierischen Körpers. Bd. I. 1864. p. 76.

schräge Muskeln beschreibt auch Spengel[1]) bei Oligognathus Bonelliae. Sie gehen aus von der Ringmuskelschicht des Körpers und heften sich an das innere Ende der haarförmigen Borsten, welche durch Verkürzung der betreffenden Muskeln nach innen gezogen werden.

Schräge Muskeln, die sich den Hakenborsten inseriren, giebt es nicht. In den ersten Thorakalsegmenten liegt ihre Ursprungsstelle rechts und links vom Bauchmark; in den mittleren und hinteren Brustsegmenten beginnen diese Stränge allmählig mehr vom Bauchmark seitwärts zu rücken, so dass sie die ventralen Längsmuskelbündel in 2 Züge theilen (Fig. 21 *s*), einen oberen breiteren und einen unteren schmäleren Zug.

Die Ringmuskelschicht entsendet die kurzen zur Bewegung der Borsten dienenden Muskeln. Während die schrägen Muskeln dazu bestimmt sind, die haarförmigen Borsten in das Innere hineinzuziehen, dienen die kurzen, sich strahlenförmig an das innere Ende derselben ansetzenden Muskeln dazu, die Borsten nach aussen zu bewegen. Am stärksten entwickelt ist diese Muskulatur in den oberen Parapodialästen (Fig. 7 u. 8 *bm*). Hier sah ich meist von der dorsalen Seite her ein Band, von der ventralen Seite der circulären Muskeln her 3 Bänder an die Haarbosten herantreten. Nicht so complicirt ist das Muskelsystem der Hakenborsten; sowohl vom Rücken, wie von der ventralen Seite tritt nur je ein Muskelbündel an dieselben heran (Fig. 8 bm_1).

Alle Borstenmuskeln gehen nicht immer von der Innenseite der Ringmuskelschicht ab, sondern ihre Anfänge sind meist zwischen den einzelnen Fasern derselben zu suchen.

An den Häkchenborsten des Abdomens befinden sich statt der Muskeln die schon erwähnten chitinösen Borsten (Fig. 6 *d. t*).

VII. Die Leibeshöhle.

Die Leibeshöhle ist, wie bei den Sabellen und Terebellen, so auch bei Terebellides Stroemii sehr entwickelt, wenigstens im vorderen Körpertheile. Die sogen. Dissepimente, welche sich bei sehr vielen Anneliden an der Grenze der einzelnen Segmente befinden und die Räume derselben von einander abschliessen, habe ich bei unserem Wurme nicht gefunden.

---

[1]) Oligognathus Bonelliae p. 17.

Wenn man die heftigen Bewegungen der Leibesflüssigkeit unter dem Mikroskop betrachtet, so hat es den Anschein, als ob dieselbe durch eine Wand verhindert wäre, in die letzten Segmente einzudringen. Doch habe ich auf keinem einzigen Quer- oder Längsschnitte durch den hinteren Wurmkörper solche Dissepimente gefunden. Es lässt sich die Hemmung der Strömung leicht dadurch erklären, dass hier einestheils sich die von Rücken und Bauch an den Darm herantretenden Muskeln befinden und dass anderentheils der Darm hier fast die ganze Leibeshöhle ausfüllt. Die Leibeshöhle setzt sich fort in die Parapodien, in den Kopflappen, die Kiemen und wie bei den Hermellen und Terebellen auch in die fadenförmigen Tentakeln. Die Fortsätze des allgemeinen Leibesraumes sind, mit Ausnahme der Parapodialräume, von einem bindegewebigen Netz durchzogen. An der Basis der Tentakeln befindet sich eine grössere Lakune, welche dazu bestimmt ist, die Flüssigkeit, welche in die Tentakeln fliesst und aus ihnen zurückkommt, aufzustapeln. Durch das Einströmen der Leibesflüssigkeit werden die Tentakeln ausgedehnt. Diese Kammer an der Basis der Fühler ist mit einem reichen Gefässnetz bekleidet und spielt daher vielleicht eine wichtige Rolle bei der Athmung. Die Leibesflüssigkeit hat sich in den Tentakeln mit Luft versehen und vermuthlich wird dann in dieser Kammer dieselbe auf das venöse Blut übertragen.

Die ganze Leibeshöhle ist mit einem membranösen Bindegewebe (Fig. 7, 8 *p*) ausgekleidet, welches die einzelnen Organe derselben umhüllt. Die schon oben erwähnte bindegewebige Scheide der Längsmuskelbänder (Fig. 7 u. 8 *v*) ist als ein Theil dieses von Claparède[1]) und anderen Forschern so genannten Peritonäums anzusehen. An diesem Bindegewebe habe ich keine Cilien, wie sie Claparède[2]) bei Terebella vestita beobachtet hat, gefunden.

Die Leibeshöhle ist mit einer farblosen Flüssigkeit angefüllt, der schon mehrmals erwähnten sogen. Leibesflüssigkeit. Dieselbe ist in einer beständigen lebhaften Bewegung begriffen, welche von den Bewegungen der Körperwandung, an denen auch der im Vorderkörper frei in der Leibeshöhle schwebende Darm theilnimmt, verursacht wird. Regelmässige Strömungen derselben finden nicht statt. In alle Anhänge und Fortsätze dringt diese Flüssigkeit

---

[1]) Histol. Unters. über den Regenwurm p. 580.

[2]) Les annélides chétopodes du golfe de Naples p. 19.

hinein. In derselben findet man zahlreiche Körperchen, welche sich häufig, wie bei Phreoryctes [1]) in Klumpen zusammenballen. Diese Körperchen sind von scheibenförmiger elliptischer Gestalt und nicht wie bei einigen Anneliden (Apneumea leoncina, Ancistria minima u. a.) [2]) gefärbt, sondern vollkommen farblos.

Ausserdem ist die Leibeshöhle zur Zeit der Geschlechtsreife mit den Geschlechtsprodukten angefüllt, welche weiter unten einer näheren Besprechung unterworfen werden sollen. Mit der Aussenwelt steht die Leibeshöhle nur durch die ebenfalls noch zu besprechenden Segmentalorgane in Verbindung.

VII. Der Verdauungstraktus und die Speicheldrüsen.

Der Verdauungstraktus erstreckt sich vom Mundsegment an durch die ganze Länge des Körpers bis zum letzten oder Aftersegment. Man kann an ihm mehrere deutlich geschiedene Abschnitte unterscheiden, die wir der Reihe nach näher betrachten wollen. Es ist schwierig, die genaue Lage dieser einzelnen Abschnitte nach den Segmenten anzugeben, da im Thorax der Darm bei lebenden Thieren in konstanter Bewegung begriffen ist. Doch habe ich nach dem Studium vieler Thiere folgende Anordnung gefunden: Der erste Abschnitt des Darmes reicht bis zum 9. Segment: ich nenne ihn Speiseröhre; darauf folgt ein muskulöser Theil: der Muskelmagen, vom 9. bis zur Mitte des 11. Segmentes; von hier bis zum Körperende erstreckt sich der Enddarm.

a) Die Speiseröhre und die Leber.

Die Speiseröhre ist als eine Einstülpung der Hypodermis mit der über ihr liegenden Cuticula zu betrachten. Man kann diesen Uebergang deutlich am Munde wahrnehmen. Der Mund stellt eine ovale Oeffnung dar, dorsalwärts vom Kopflappen überragt und ventralwärts von der Unterlippe bekleidet. Auf den Mund folgt alsdann unmittelbar die Speiseröhre, welche eine graubraune Farbe besitzt und ganz frei in der Leibeshöhle liegt. Muskelbänder, die sich vom Munddarm an die Leibeswand erstrecken und zur Erweiterung der Mundhöhle dienen, wie Claparède [3])

---

[1]) Fr. Leydig: Ueber Phreoryctes Menkeanus. p. 280.
[2]) A. de Quatrefages: Hist. nat. d. annelés. Bd. I. p. 35.
[3]) Histol. Unters. über den Regenwurm. p. 600.

sie beim Regenwurm beschreibt, finden sich bei Terebellides nicht vor. Auch ein vorstülpbarer Rüssel, wie er bei so vielen Anneliden vorkommt, geht Terebellides, ebenso wie den Terebellen[1]), ab.

Vom 2. Segmente an bildet die Speiseröhre ein grades Rohr von fast überall gleichem Durchmesser (ca. 0,294 mm); im ersten Segment jedoch finden sich an derselben 2 seitliche Ausbuchtungen und ebenfalls 3 solche nach der ventralen Körperseite (Fig. 19). Ein Querschnitt durch diesen Theil der Speiseröhre lässt deutlich die Gestalt dieser Falten erkennen (Fig. 13), während ein solcher durch den übrigen Theil derselben ungefähr die Gestalt einer Ellipse hat (Fig. 7 u. 8 *d*). Aehnliche, gleich hinter der Mundöffnung liegende Ausbuchtungen kommen nach Spengel[2]) bei allen Lumbriconereiden vor und er hat dieselben auch bei Oligognathus Bonelliae gefunden.

Die Wandung des Oesophagus besteht an der Innenseite aus langen cylindrischen ca. 0,007 mm dicken Epithelzellen (Fig. 13). Der Inhalt dieses ca. 0,093 mm hohen Säulenepithels besteht aus einer klaren Substanz, in der sich Kerne von ovaler Gestalt befinden. Diese Kerne haben einen Durchmesser von ca. 0,005 mm und zeigen in ihrem Innern eine granulirte Masse. Sie liegen nicht, wie es häufig bei solchen Epithelzellen der Fall ist, in gleichem Abstand von der äusseren Grenze der Zellwand[3]). Cilien an der Innenseite des Epithels finden sich nicht vor. Ausserhalb dieser Epithelzellen liegt eine sehr dünne Membran (Fig. 13 *mb*). Auf einigen Schnitten nahm ich circuläre Muskeln in derselben wahr, wie sie auch Spengel[4]) am Oesophagus von Oligognathus nachgewiesen hat.

Die äusserste Bekleidung der Speiseröhre bildet eine aus Längsmuskelfasern bestehende Schicht (Fig. 13 *lm*), zwischen denen zahlreiche kleine Gefässe verlaufen (Fig. 13 *gf*). Diese Schicht ist nicht überall von gleicher Stärke, sondern neben einzeln verlaufenden Fasern finden sich Längszüge, in denen mehrere Muskelfasern über einander geschichtet sind. Diese äussere Längsmuskulatur des Darmes ist bei sehr vielen Anneliden beschrieben, nur bei Magelona ist es Mc. Intosh[5]) nicht gelungen, dieselbe

---

[1]) A. de Quatrefages: Hist. nat. d. Annelés. Bd. I. p. 42.

[2]) Oligognathus Bonelliae. p. 21.

[3]) F. Vejdowsky: Beiträge zur vergl. Morphologie d. Anneliden. I. p. 31.

[4]) Oligognathus Bonelliae. p. 27.

[5]) Zur Anatomie von Magelona. p. 36.

ausfindig zu machen. Muskeln mit Andeutung von Streifung, wie sie Leydig[1]) am Schlundkopf von Phreoryctes beschreibt, habe ich nicht gefunden. Nahrungsstoffe habe ich in der Speiseröhre nie angetroffen.

Vom 4. bis zum 6. Segment ist der Oesophagus ausserhalb der Epithelzellen von einem Gewebe umgeben (Fig. 8 und 14 *y*), zu dem ich in den bisher gemachten Untersuchungen über Anneliden kein Analogon gefunden habe. Es erreicht eine Stärke von 0,14 mm, ist nach aussen hin scharf abgegrenzt und von den Längsmuskelfasern bedeckt. Dasselbe bildet auf Querschnitten eine durchsichtige Masse, durchzogen von meist in vertikaler Richtung verlaufenden, gewundenen Fasern, zwischen denen kleine Kerne erkennbar sind. Ueber eine etwaige Funktion dieser bindegewebigen Masse kann ich nichts angeben.

Vom 5. bis zum 9. Segment scheint die Speiseröhre bei oberflächlicher Betrachtung eine beträchtliche Verstärkung zu erleiden. Bei näherer Untersuchung aber ergiebt sich, dass eine Erweiterung des Oesophagus nicht eintritt, sondern dass derselbe scheidenartig von einem gelbgefärbten Organ umhüllt ist, welches ich für ein leberartiges Organ halte. Leber nenne ich dasselbe wegen seiner grossen Uebereinstimmung mit dem von Vejdovsky[2]) beschriebenen Leberkörper der oligochaeten Enchytraeiden. Einerseits ist die Beschaffenheit der einzelnen Zellen dieser Organe eine übereinstimmende, andererseits mündet bei Terebellides wie bei den Enchytraeiden dieses Organ an derselben Stelle in den Verdauungstraktus, nämlich an der Grenze von Speiseröhre und Magen und endlich ist die Lage dieser Organe eine gleiche, indem sie sich von der Mündungsstelle in den Darm nach dem Vordertheil des Körpers erstrecken. Diese Leber erreicht ihre grösste Stärke im 5. Segment (ca. 1,229 mm) und nimmt nach hinten zu an Dicke ab.

Das genaue Studium derselben auf Schnitten durch diesen Theil des Wurmkörpers ergab folgende Resultate. Die Leber ist aus in der Längsachse des Körpers verlaufenden Lamellen (Fig. 8 *l*) zusammengesetzt, welche aus einem ähnlichen Cylinderepithel (Fig. 15) bestehen, wie wir es bereits an der Speiseröhre haben kennen gelernt. Je 2 Lamellen umschliessen einen Hohlraum, der das abgesonderte Sekret aufnimmt. Die einzelnen säulenförmigen Zellen

---

[1]) Ueber Phreoryctes Menkeanus. p. 271.

[2]) Beiträge zur vergl. Morphologie der Anneliden. I. p. 32. Taf. X. Fig. 3 u. Taf. XI. Fig. 3 u. 4.

erreichen jedoch nur eine Höhe von 0,081 mm (in der Speiseröhre beträgt dieselbe 0,093 mm) und anstatt einer klaren Substanz finden wir in diesen eine fein granulirte Masse. Ihre Breite und die Grösse ihrer ovalen Kerne ist dieselbe, wie die der Epithelzellen des Oesophagus. Die von den Lamellen eingeschlossenen Hohlräume münden an der Stelle, wo die Speiseröhre in den Muskelmagen übergeht, in das Lumen des Oesophagus hinein.

b) Der Muskelmagen.

Der Muskelmagen erstreckt sich vom 9. bis zur Mitte des 11. Segmentes. Er hat einen Durchmesser von 0,836 mm. Schon bei Betrachtung des lebenden Thieres unter dem Mikroskop ist derselbe deutlich zu erkennen, sowohl an seiner Farblosigkeit, als auch an den starken Längsmuskelfasern. Er ist homolog dem Muskelmagen von Lumbricus[1]). Dasselbe Verhalten in der Muskulatur wie dort findet sich auch bei Terebellides. Zu äusserst liegen die starken Längsmuskelfasern (Fig. 16 *lm*) und innerhalb dieser circuläre Muskelfasern (Fig. 16 *rm*). Diese Ringmuskeln sind nicht überall von gleicher Stärke, sondern schwellen zu spindelförmigen Verdickungen an, auch vereinigen sich benachbarte Fasern, um diese Anschwellungen zu bilden.

Das Innere des Muskelmagens ist von einer zarten, der Cuticula ähnlichen Haut überzogen (Fig. 16 *a*), an der man bei starker Vergrösserung eine feine Längsstreifung erkennen kann.

Auf diesen muskulösen Theil des Darmes folgt dann

c) Der Enddarm,

welcher sich von der Mitte des 11. Segmentes bis zum Körperende erstreckt. In seinem Anfange am dicksten (ca. 0,904 mm), nimmt er nach dem Hinterende zu allmählich an Stärke ab, wo seine Dicke nur 0,302 mm beträgt. In den letzten 22—27 Segmenten zeigt er den Körperringeln entsprechende Einschnürungen, welche durch die von Rücken und Bauch an ihn herantretenden Muskeln veranlasst werden. Seine Farbe ist gelblich, bei durchfallendem Lichte etwas in's Grünliche übergehend. Eine Schlinge, ähnlich denjenigen am Darme der Chlorhaemiden[2]), findet sich auch bei Terebellides. Im 22. Körpersegment biegt der Darm sich plötzlich wieder nach vorne um, und zwar an der rechten Seite. Diese

---

[1]) E. Claparède: Histol. Unters. über den Regenwurm. p. 608.
[2]) A. de Quatrefages, Hist. nat. des annelés. Bd. I. p. 36.

Vorwärtsbiegung erstreckt sich bis zum 18. Segmente, wo der Darm sich wieder nach hinten zu wendet, ventralwärts vom vorderen Theile des Enddarmes. Der Darm mündet am letzten verbreiterten Körpersegmente mittelst eines von Falten umgebenen Afters nach aussen (Fig. 3). Wenn Quatrefages[1]) sagt: „En général l'anus est placé sur le dos, mais chez les Térébelles, chez les Clymènes etc. il est terminal", so weicht Terebellides in dieser Beziehung von den Terebellen ab, denn der After ist etwas ventralwärts gelegen.

Querschnitte durch den vorderen Theil des Enddarmes geben ein merkwürdiges Bild. Die Darmwandung bildet zahlreiche nach innen vorspringende Falten (Fig. 17); eine besonders grosse derartige Falte bemerkt man an der dorsalen Seite (Fig. 21). Oben ziemlich verengt, erweitert sich dieselbe nach innen zu kreisförmig. Alle diese Falten dienen zur Aufnahme von Blutgefässen und die grössere obere zur Aufnahme des hier sehr starken Rückengefässes. Dort wo das Rückengefäss enger geworden ist und sich in 2 Theile gespalten hat, also im 22. Segment, werden auch diese Falten entsprechend kleiner (Fig. 23). Durch diese Faltenbildung wird zwar das Darmlumen kleiner, zugleich aber die Innenfläche der Darmwand vergrössert.

An dem hinteren Theile des Enddarmes beobachtete ich am lebenden Thiere eine wellenförmige Bewegung von hinten nach vorn. Ehlers[2]) hat dieselbe Beobachtung bei Terebellen gemacht. Er vergleicht diese Bewegung mit einer Schluckbewegung, indem er glaubt, dass von aussen her Wasser durch den After eintrete, ein Umstand, der auf eine respiratorische Thätigkeit dieses Darmtheiles schliessen lasse. Doch wage ich nicht, über diese Erscheinung ein Urtheil abzugeben.

Die Wandung des Enddarmes besteht aus einem Epithel von cylindrischen Zellen (Fig. 17). Diese Säulenzellen sind an Höhe geringer, als in der Speiseröhre, ca. 0,033 mm, während ihre Dicke dieselbe ist. Ihr Inhalt besteht im vorderen Darmtheile aus einer granulirten, im hinteren aus einer klaren Substanz mit Kernen von meist ovaler Gestalt. Der Durchmesser dieser Kerne beträgt ca. 0,005 mm. Sie liegen auch hier nicht alle in demselben Niveau.

---

[1]) Hist. nat. d. annelés. p. 47.

[2]) E. Ehlers, Die Borstenwürmer, dargestellt nach systematischen und anatomischen Untersuchungen. 1864—68. p. 27.

Im hinteren engeren Theile des Enddarmes wird das Cylinderepithel niedriger; es ist hier nur ca. 0,018 mm hoch. Die Cylinderzellen haben, wie im Oesophagus, auch hier an ihrer dem Darmlumen zugewendeten Seite keine Cilienbekleidung, eine Beschaffenheit, die Spengel[1]) auch bei Oligognathus gefunden hat. Es ist ein feiner Cuticularsaum, der sie an ihrer inneren Seite begrenzt; nur am After ist eine reiche Cilienbekleidung bemerkbar. Bedeckt ist dieses Cylinderepithel an der Aussenseite von einer dünnen Membran (Fig. 17 *mb*), in der ich bisweilen circuläre Muskelfasern wahrnahm. Ausserhalb dieser befindet sich eine Schicht Längsmuskelfasern mit dazwischen liegenden Gefässen (Fig. 17 *lm* u. *gf*).

d) Die Speicheldrüsen.

Ehlers[2]) sagt an einer Stelle seines Werkes über die Chaetopoden: „Es findet sich bei den Terebellaceen und einigen Verwandten auf der Bauchseite im Innern des Vorderkörpers eine grosse drüsige Masse, von der ich nicht sicher weiss, welche Bedeutung sie hat und ob sie nach aussen mündet."

Diese drüsige Masse findet sich auch bei Terebellides und zwar in zweifacher Zahl ventralwärts von der Speiseröhre. Auch bei den Sabellen befinden sich an der bezeichneten Stelle solche drüsige Gebilde, welche von Grube[3]) und Kröyer[4]) für Geschlechtsorgane, von letzterem speciell für Hoden gehalten wurden, denn er sagt von ihnen: „testiculi duo antici". Die späteren Forscher sind in Betreff der Funktion dieser Organe anderer Ansicht. Rathke[5]), der dieselben bei Amphitrite plumosa O. F. Müller beschreibt, hält sie für Speicheldrüsen. Dieselbe Bedeutung legt O. Schmidt[6]) den drüsigen Gebilden der Sabellen bei. Es heisst bei ihm: „Ich spreche vom Weibchen, denn die Geschlechter sind getrennt, indem die allen Individuen zukommenden und als Hoden beschriebenen Drüsen keine Hoden sind, son-

---

[1]) Oligognathus Bonelliae. p. 21 u. 27.

[2]) Die Borstenwürmer. p. 46.

[3]) Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. p. 31.

[4]) H. Kroyer, Naturhistorisk Tidskrift. 2. Bd. 1838—39. p. 101.

[5]) Beiträge zur vergl. Anatomie und Physiologie. p. 87. Taf. VI. Fig. 5 c.

[6]) O. Schmidt, Vorläufige Mittheilungen über meine auf den Faröern gemachten zoolog. Beobachtungen. In: Notizen aus dem Gebiete der Natur- und Heilkunde von M. J. Schleiden und R. Froriep. 3. Reihe. Bd. VII. 1848. p. 163.

dern einen zum Zusammenleimen der Höhle dienenden Stoff ausscheiden.“ Und an einer anderen Stelle [1]): „Die Drüsen, welche Ehrenberg Testikeln nannte, sind die die klebrige Substanz absondernden Organe, womit die Röhre zusammengeleimt wird.“ Dieser Ansicht schliesst sich auch Claparède [2]) an.

Auch ich halte an der Ansicht dieser Forscher fest und betrachte diese drüsigen Organe bei Terebellides als Speicheldrüsen, die ein zur Röhrenbildung dienendes Sekret absondern. Diese Speicheldrüsen liegen, wie schon erwähnt, seitlich und unterhalb der Speiseröhre. Sie erstrecken sich bis an das 7. Körpersegment. Bis hierher sind sie mit Ausnahme einiger schwacher Einschnürungen von gleicher Dicke. Im 6. Segment schlagen sie sich nach unten und vorne zu um (Fig. 18) und verlaufen, an Umfang immer geringer werdend, bis etwa an die Grenze des ersten Segmentes heran. Auf Querschnitten durch diese Segmente des Wurmkörpers durchschneidet man daher jede Drüse zweimal (Fig. 7 *sp*). Sie münden durch einen verhältnissmässig dünnen Ausführgang gleich hinter der Mundöffnung in die Mundhöhle. Ihre Farbe ist strohgelb; an ihrer äusseren Fläche befinden sich zahlreiche Blutgefässe (Fig. 18 *gf*).

Die Wandung der Speicheldrüsen besteht aus einem maschigen Zellgewebe, das mit zahlreichen Kernen erfüllt ist (Fig. 18 *a. x*). An einigen Stellen ist dieses Maschennetz nicht zu erkennen, dagegen findet sich eine grobe durch Tinktionsmittel sich stärker färbende körnige Masse vor (Fig. 18 *a. km*). Die Wandung ist nicht überall von gleicher Dicke; es finden sich in derselben zahlreiche Gregarinen (Fig. 18 *a. gr*) als Schmarotzer. Diese Gregarinen färben sich besonders schön mit Saffranin; ihre Länge beträgt 0,147 mm, ihre grösste Dicke 0,039 mm und der grosse deutliche Kern hat einen Durchmesser von 0,019 mm.

Die Haarborstenbündel des 2.—6. Segmentes machen, nach innen gezogen, Eindrücke in die Wandung der Speicheldrüsen (Fig. 7).

---

[1]) O. Schmidt, „Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer, gesammelt auf einer Reise nach den Faröern im Frühjahr 1848.“ 1848. p. 27.

[2]) E. Claparède, Glanures zootomiques parmi les annélides de Port-Vendres. 1864. p. 41.

IX. Das Nervensystem.

Das Nervensystem besteht aus dem Gehirn und dem Bauchstrange.

Am Gehirn lassen sich 2 Theile unterscheiden, obere und untere Schlundganglien. Diese beiden Theile sind mit einander vereinigt durch zwei nervöse Stämme, welche rechts und links vom Oesophagus verlaufen, durch die beiden Schlundkommissuren.

Das obere Schlundganglium ist zweilappig (Fig. 10). Es befindet sich im ersten Körpersegmente dorsalwärts von der Speiseröhre, gleich hinter der Insertionsstelle des Kopflappens. Es liegt der dorsalen Körperwandung nahe an und ist durch Muskelstränge mit derselben verbunden (Fig. 10 *m*). Ebenso ist es an seiner ventralen Seite durch Muskelzüge, welche an den Oesophagus herantreten, gestützt (Fig. 10 m_1). Dass diese Stränge wirkliche Muskeln sind, schliesse ich daraus, dass sie sich mit Pikrokarmin ebenso färben, wie die Muskeln. Auf Längsschnitten durch den Körper zeigt das obere Schlundganglium eine ovale Gestalt von ca. 0,197 mm. Dicke. Es ist mir nicht gelungen von demselben ausgehende Nervenfasern zu entdecken, wie sie Quatrefages[1]) bei Nereiden, Aphroditiden u. a. beobachtet hat.

Das untere Schlundganglium besteht ebenfalls aus 2 Theilen, die aber nicht wie beim oberen mit einander verbunden sind. Es befindet sich auch im ersten Körpersegmente, unterhalb der Speiseröhre und zwar unterhalb und hinter der Insertionsstelle der Unterlippe, etwa vor dem ersten halbringförmigen Wulst. Es ist ebenfalls durch muskulöse Elemente gestützt. Auf Längsschnitten hat dasselbe eine fast runde Gestalt mit einem Durchmesser von 0,0983 mm.

Die Commissuren, welche Ober- und Unterschlundganglien verbinden, sind in einfacher Zahl vorhanden und an ihrer Aussenseite mit Muskeln bekleidet. Ein Querschnitt durch dieselben ist von runder Form mit einem Durchmesser von 0,079 mm. Ganglienanhäufungen, wie sie z. B. an den Schlundkommissuren von Nereis regia Qtrf.[2]) vorkommen und wie sie von Spengel[3]) bei Oligognathus nachgewiesen sind, finden sich bei Terebellides nicht.

---

[1]) Hist. nat. d. annelés. Bd. I. p. 81.

[2]) A. de Quatrefages, Hist. nat. d. annelés. Bd. I. p. 81.

[3]) Oligognathus Bonelliae. p. 28.

Das untere Schlundganglium sendet nach hinten das Bauchmark aus, welches in der Medianlinie des Bauches nach dem Körperende verläuft. In seinem ganzen Verlaufe besteht das Bauchmark aus 2 Strängen (Fig. 7, 8, 22 *bst*; Fig. 11 u. 12), welche, in ihrem Anfange noch getrennt, im 2. Segmente zusammenrücken und erst im 3. Segmente sich den Ringmuskeln anlegen. Während bei den Serpulen, Sabellen, Hermellen der Bauchstrang ein strickleiterförmiges Aussehen hat, bei Scoloplos armiger O. F. Müller im Gegensatz dazu die 2 Längsstränge ganz verschmolzen sind, bildet das Bauchmark von Terebellides, ebenso wie dasjenige der Terebellen, eine Zwischenstufe zwischen diesen beiden extremen Formen. Wir finden hier die beiden Längsstämme nur durch eine bindegewebige Scheide getrennt (Fig. 11 u. 12 *sh*). In den Brustsegmenten wird der Bauchstrang ventralwärts von den Ringmuskeln begrenzt, in den ersten Segmenten seitwärts von den schrägen Muskeln (Fig. 11 u. 12 *s*), in den hinteren Thorakalsegmenten, durch das seitliche Ausweichen der schrägen Muskeln, von den Längsmuskelzügen (Fig. 21). An der dorsalen Seite ist er ausserdem von einer sehr dünnen Muskelschicht bedeckt, die sich mit den schrägen Muskeln vereinigt. Im Hinterkörper rückt das Bauchmark ganz in den Bereich der Hypodermis und die circulären Muskeln laufen über dasselbe hinweg (Fig. 22 u. 23).

Auch bei anderen Anneliden verläuft das Bauchmark nicht stets an der Innenseite der Ringmuskelschicht; so liegt dasselbe z. B. bei den Nephthydiden, Hesioniden, Spioniden, Terebellen[1]) u. a. vollkommen ausserhalb der Muskellagen in die Hypodermis eingesenkt.

Ebensowenig wie am Darme werden an dem Bauchstrange den Segmenten entsprechende deutliche Einschnürungen wahrgenommen, nur in den vordersten Körpersegmenten findet man derartige aber äusserst geringe Einbuchtungen und auch hier nur an der ventralen Seite. Besondere gangliöse Anschwellungen, von denen die seitlichen Nervenfasern ausstrahlen, wie sie z. B. bei den Sabellen[2]) in jedem Körpersegment angetroffen werden, sind bei Terebellides nicht vorhanden. Der ganze Bauchstrang besteht aus zwei neben einander gelagerten Längsbalken, die im Vordertheil 0,179 mm breit und 0,108 mm dick sind, nach dem Hintertheil aber allmählig an Stärke abnehmen, woselbst ihre Breite ca. 0,059 mm, ihre Dicke 0,029 mm beträgt.

---

1) W. C. Mc. Intosh, Zur Anatomie von Magelona. p. 54.

2) A. de Quatrefages, Hist. nat. d. annelés. Bd. 1. p. 78.

Wir wollen jetzt die Vertheilung der Ganglienzellen und Nervenfasern in den einzelnen Theilen des Nervensystems betrachten.

Auf Querschnitten sind zwei verschiedene Elemente zu unterscheiden; das eine besteht aus grossen Zellen, den Ganglienzellen, das andere bildet eine körnige Masse mit kleinen dieselbe durchziehenden Fibrillen. Diese letzte Masse nenne ich nach dem Vorgange von Leydig „fibrilläre Punktsubstanz“[1]). Die Ganglienzellen sind von ovaler oder elliptischer Gestalt und mit deutlich granulirtem Kern versehen. Sie besitzen dieselbe Grösse im Bauchmark und in den Schlundganglien, ca. 0,014 mm; ihr Kern hat einen Diameter von ca. 0,008 mm.

Die beiden Lappen des oberen Schlundgangliums sind durch eine schmälere Brücke (Fig. 10*f*), welche ausschliesslich aus Nervenfasern besteht, mit einander verbunden. In den einzelnen Lappen findet man in der Mitte die fibrilläre Punktsubstanz (Fig. 10*fp*), oben und unten von einer mehrschichtigen Lage von Ganglienzellen umgeben (Fig. 10*g*). An einigen Stellen rücken dieselben so dicht aneinander, dass sie sich gegenseitig ein wenig abplatten. Doch ist diese Abplattung keine so vollkommene wie diejenige, welche man bei Halla[2]) beobachtet hat. An dem äussersten unteren Ende dieses oberen Schlundgangliums entspringen die Schlundkommissuren. Wie schon bemerkt, findet man an diesen keine gangliösen Anschwellungen; sie bestehen ausschliesslich, wie bei Phreoryctes[3]) aus Nervenfibrillen.

Am unteren Schlundganglium fehlt eine dorsale Ganglienzellenlage. Es besteht also aus einer oberen Punktsubstanz und einer unteren Zellenlage.

Auch im Bauchstrange behalten diese beiden verschiedenen Elemente des Nervensystems anfangs dieselbe Lage (Fig. 11), allmählig aber rücken die Ganglienzellen mehr seitwärts (Fig. 12*g*). Diese sind in eine körnige Masse eingebettet, welche allmählig in die fibrilläre Punktsubstanz übergeht. Die Nervenzellen bilden, wie bei den oligochaeten Enchytraeiden[4]) eine ununterbrochen sich nach hinten hinziehende Schicht. Im Abdomen ist es mir nicht gelungen, dieselben nachzuweisen. Das Bauchmark besteht dort ausschliesslich aus fibrillärer Punktsubstanz. Ein ähnliches Ver-

---

[1]) Fr. Leydig, Vom Bau des thierischen Körpers. Bd. I. p. 153.

[2]) J. W. Spengel, Oligognathus Bonelliae. p. 37.

[3]) Fr. Leydig, Ueber Phreoryctes Menkeanus. p. 268.

[4]) F. Vejdovsky, Beiträge z. vergl. Morphologie der Anneliden. I. p. 24.

halten findet sich wiederum bei Oligochaeten, bei welchen Claparède[1]) nur in den ersten Segmenten das Vorkommen von Ganglienzellen im Bauchmark beschreibt.

Am Bauchstrange ist es mir auch gelungen, seitliche von demselben ausgehende Nervenäste zu beobachten (Fig. 11 *nf*). Ein besonders deutliches Bild derselben erhielt ich in dem Theil, wo das Bauchmark noch nicht der Ringmuskelschicht anliegt. Diese seitlichen Nervenäste gehen im Anfange des zweiten Segmentes in senkrechter Richtung von dem Bauchmark ab und bilden an der Stelle, wo sie die Ringmuskeln berühren, eine starke gangliöse Anschwellung, von der aus die einzelnen Nervenfasern in den Muskel-Schichten sich ausbreiten. Diese gangliösen Anschwellungen fehlen in den folgenden Segmenten und die seitlichen von der ventralen Seite des Bauchmarks ausstrahlenden Nervenfasern verlieren sich unter mannigfachen Theilungen und Verästelungen in den Schichten der Leibeswandung (Fig. 11 *nf*). In den Abdominalsegmenten habe ich diese seitlichen Fasern nicht wahrnehmen können.

An der dorsalen, der Medianlinie des Körpers zugekehrten Seite der fibrillären Punktsubstanz bemerkt man auf Querschnitten im Vordertheile zwei ovale Lücken (Fig. 11 u. 12 *nk*); im Hinterkörper habe ich dagegen nur eine solche Lücke gefunden (Fig. 22 *nk*). Diese Lücken sind Durchschnitte von Kanälen, welche das Bauchmark in seiner ganzen Länge durchziehen. Während man im Vordertheil deren 2 vorfindet, sind dieselben im Abdomen zu einem einzigen verschmolzen. Diese sogen. Neuralkanäle scheinen eine weite Verbreitung unter den Anneliden zu haben; man hat sie bei Nereiden, Euniciden, Ariciiden, Sabelliden, Serpuliden u. a. gefunden. Nach Claparède[2]), der dieselben bei Lumbricus „riesige Röhrenfasern“ nennt, sollen sie eine geschichtete äussere Membran besitzen, von der ich jedoch bei Terebellides nichts wahrgenommen habe. Ein ähnliches Verhalten der Neuralkanäle oder Achsenkanäle, wie sie Ehlers[3]) nennt, deren es im Vorderkörper zwei giebt, die sich weiter hinten zu einem einzigen vereinigen, beschreibt Mc. Intosh[4]) auch bei Magelona.

---

[1]) Recherches anatomiques sur les Oligochètes. 1862. p. 9.
[2]) Histol. Unters. über den Regenwurm. p. 588.
[3]) Die Borstenwürmer. p. XIV.
[4]) Zur Anatomie von Magelona. p. 53.

Während beim Regenwurm[1]) und bei Phreoryctes[2]) die die Ganglienzellen und Punktsubstanz umhüllende Membran aus drei Schichten besteht, einem äusseren Neurilemm, einer Muskelschicht und einem inneren homogenen Neurilemm, besteht dieselbe bei Terebellides, wie bei den oligochaeten Enchytraeiden, aus einem homogenen Neurilemm ohne Schichtenbildung (Fig. 10—12 *n*). Vom oberen Schlundganglium ausgehend, wo dasselbe auch am stärksten entwickelt ist, setzt es sich auf die Schlundkommissuren fort und geht von diesen auf den Bauchstrang und dessen seitliche Nerven über. Von einer zelligen Struktur dieses Neurilemm's, wie sie Vejdovsky[3]) bei den eben erwähnten Enchytraeiden beobachtet hat, habe ich bei Terebellides nichts finden können.

X. Das Gefässsystem und der Blutlauf.

Trotz der Durchsichtigkeit des Wurmes und der rothen Farbe des Blutes ist es doch mit grossen Schwierigkeiten verbunden, den Verlauf der einzelnen Gefässe festzustellen. Einen wesentlichen Dienst bei der Auffindung derselben haben mir zahlreiche junge Thiere geleistet, welche im verflossenen Winter in grossen Mengen im hiesigen Hafen gefangen wurden. Besonders im vorderen Körpertheile, wo der beständig in Bewegung begriffene Darm sammt der Leibesflüssigkeit die Gefässschlingen hin und her treiben, ist der Verlauf derselben äusserst schwer zu verfolgen. Ausser ganzen Thieren haben mir frisch aufgeschnittene Exemplare ebenfalls einen wichtigen Dienst bei dieser Untersuchung geleistet.

Schnitte durch den Wurmkörper sind mir weniger nützlich gewesen, da auf denselben meist nur die Lage der Hauptlängsgefässe zu erkennen war. Eine Injektion der Blutgefässe war wegen der Zartheit derselben unmöglich.

Vor allen anderen zeichnen sich durch ihre Stärke zwei Hauptlängsgefässe aus, die auch schon von Sars[4]) beobachtet sind, ein Rückengefäss (Fig. 19 *dlg*) und ein Bauchgefäss (Fig. 19 *vlg*). In der ganzen Länge des Enddarmes ist das Rückengefäss in Falten

---

[1]) E. Claparède, Histol. Unters. über den Regenwurm. p. 587 u. 588.

[2]) Fr. Leydig, Ueber Phreoryctes Menkeanus. p. 268.

[3]) Beiträge zur vergl. Morphologie der Anneliden. I. p. 24.

[4]) Beskrivelser og Jagttagelser etc. p. 49.

desselben eingesenkt. Im Abdomen (Fig. 23 *dlg*) liegen an der dorsalen Seite des Darmes zwei ca. 0,031 mm. dicke Gefässe neben einander, welche sich im 23. Körpersegmente zu einem einzigen Gefässe vereinigen, das im Thorax zu bedeutender Grösse anschwillt (Fig. 21 *dlg*). Im Anfange des Muskelmagens rückt es auf diesen hinauf, demselben aber noch immer fest anliegend; erst beim Uebergange in die Speiseröhre macht das Rückengefäss sich vom Darme frei. Hier spaltet es sich in zwei neben einander liegende Theile, in einen linken kleineren Stamm (Fig. 19 *tg*) von ca. 0,049 mm Diameter und einen grösseren rechten. Der letztere (Fig. 19 *hz*) schwillt bulbusartig an (0,246 mm Durchmesser) und macht selbständige rhythmische Bewegungen: dieser Stamm ist das sogen. Herz, welches sich im 3. Segmente in zwei Aeste theilt (Fig. 19), die zu den Kiemen gehen, während der engere neben dem Herzen liegende Stamm (Fig. 19 *tg*) sich in den Kopflappen fortsetzt und dort die Gefässe für die Tentakeln liefert.

Das Bauchgefäss (Fig. 19 *vlg*) befindet sich oberhalb des Bauchmarkes und verläuft frei auf seinem ganzen Wege durch den Körper. Im ersten (Fig. 19 *an*) und letzten Segmente steht es mit dem Dorsalgefäss durch ein Gefässnetz in Verbindung. Die Dicke des Ventralgefässes beträgt 0,049 mm.

Ausser diesen beiden Hauptlängsgefässen giebt es noch zwei andere Längsgefässe an jeder Seite des Körpers. Das obere (Fig. 19 *wl*) derselben ist sehr fein (ca. 0,011 mm) und verläuft unterhalb der dorsalen Längsmuskelbänder nahe der Insertionsstelle der oberen Parapodialäste. Es steht mit dem Gefässnetz der Parapodien in Verbindung und versorgt wahrscheinlich auch die Leibeswand mit Blut. Es war mir nicht möglich, dasselbe weiter als bis zum Anfange des Abdomens zu verfolgen.

Das untere ist stärker, als das eben erwähnte, ca. 0,025 mm; es versorgt die Parapodien mit Gefässen: ich werde es das Parapodialgefäss nennen (Fig. 19 *pg*). Dieses Gefäss verläuft nicht in grader Richtung nach hinten, sondern macht zwischen je zwei oberen Fussästen eine Schlinge. In den Parapodien selbst sind zahlreiche mit einander anastomosirende Gefässe sichtbar (Fig. 19 *pp*). Alle diese Längsgefässe stehen im ersten Körpersegmente durch das dort sehr reich entwickelte Gefässnetz mit einander in Verbindung (Fig. 19 *an*).

Beim Uebergange auf die Speiseröhre sendet das Rückengefäss zwei seitliche Aeste nach unten, welche sich an der Ventralseite zu einem Gefässe wieder vereinigen, das unterhalb der Leber

nach vorne verläuft und sich in zwei Aeste theilt, welche die Speicheldrüsen mit Blut versorgen. Der Enddarm, welcher dicht mit Gefässen besetzt ist (Fig. 19 *dgf*), erhält dieselben direkt von dem in seine dorsale Falte eingesenkten Hauptrückengefäss. Diese Gefässe verlaufen zum Theil in Falten der Darmwand, zum Theil jedoch frei auf seiner Oberfläche (Fig. 17 *dgf*).

Ausser diesen Längsgefässen giebt es noch in jedem Segment Querschlingen. Diese Querschlingen (Fig. 19 u. 21 *q*) gehen an jeder Seite vom Bauchgefässe aus und steigen rechts und links in die oberen Parapodialäste. An der hinteren Seite der Füsschen vereinigen sie sich mit dem Parapodialgefäss (Fig. 21 u. 19 *pg*). Im Thorax stehen sie mit dem Dorsalgefässe nicht in Verbindung, wohl aber im Abdomen, wo in jedem Segment eine Schlinge nach oben zum Rückengefässe verläuft (Fig. 23 *q* u. q_1). Sie haben eine Stärke von 0,015 mm.

Vom 8. bis zum 19. Segment findet man noch andere Gefässe (Fig. 19 *sl*), deren Verlauf sehr schwer zu verfolgen ist, trotzdem sie etwas stärker sind, als die eben erwähnten Querschlingen (ca. 0,021 mm). Sie beginnen in den dorsalen Parapodialästen etwas oberhalb der eben erwähnten Quergefässe und verlaufen schräg nach hinten zu der Unterseite des Enddarmes, an dem sie befestigt sind, so dass man auf Querschnitten durch den Wurmkörper an der Ventralseite des Darmes zwei neben einander liegende Gefässe sieht (Fig. 22 sl_2). Auch diese konnte ich, wie gesagt, nur im Thorax ausfindig machen; sie fehlen im Abdomen.

Das Gefässsystem von Terebellides ist also vollkommen geschlossen, doch nicht im ganzen Verlaufe seiner Länge gleich organisirt, vielmehr lassen sich eine thorakale und eine abdominale Region unterscheiden.

Wie schon oben erwähnt wurde, spaltet sich das Herz in zwei Aeste, welche in die Kiemen gehen (Fig. 19 *kg*). Jeder dieser Aeste theilt sich wieder in zwei Theile, von denen der eine in die untere kleine, der andere in die obere grosse Kieme geht. Von diesen stark angeschwollenen Gefässen strömt das Blut in die einzelnen Kiemenplatten und zwar verläuft deren Gefäss etwas unterhalb des freien Randes der Platten (Fig. 5 *a. gf*). Von hier strömt das Blut in ein zweites neben dem eben erwähnten liegendes Gefäss, welches die Blutflüssigkeit in ein vas efferens führt, das zu beiden Seiten der Speiseröhre hinabsteigend, sich mit dem Ventralgefäss vereinigt (Fig. 19 *kag*).

Der links vom Herzen verlaufende Stamm erstreckt sich, wie

bereits erwähnt, in den Kopflappen hinein und versorgt die Tentakeln. Jeder Tentakel lässt deutlich zwei Gefässe (Fig. 4 und 4*a. gf*), ein vas afferens und ein vas efferens erkennen, welche am freien Ende des Fühlers in einander übergehen und an seinem verbreiterten Theile durch sehr feine Anastomosen mit einander in Verbindung stehen (Fig. 4*d*). Auch bei anderen Terebellaceen ist das Vorhandensein zweier solcher Gefässe konstatirt worden, so von Williams[1]), Achille Costa[2]) und Rathke[3]). Letzterer sagt an der betreffenden Stelle über Amphitrite auricoma O. F. Müller: „In jedem einzelnen Tentakel kommen zwei dicht neben einander liegende Blutgefässe vor, die beinahe bis an dessen freies Ende gehen und unter einem sehr kleinen Bogen hier in einander übergehen.“ Diese Thatsache wird von Claparède[4]) bestritten. Es heisst dort: „Aucun Térébellien ne renferme en effet de vaisseaux sanguins dans ses tentacules. La couleur rougeâtre ne provient point du sang, mais bien de granules pigmentaires. Seule, la lymphe périviscerale penètre dans les tentacules chez tous les Térébelliens.“

Ich kann mich in Betreff von Terebellides nicht der Ansicht Claparède's anschliessen, sondern muss mit den übrigen Forschern behaupten, dass jeder Tentakel zwei Blutgefässe enthält. Da das Vorhandensein solcher Gefässe in den Fühlern bei anderen Meeresanneliden[5]) nachgewiesen ist, so bietet das Vorkommen derselben bei den Terebellaceen gar nichts Auffallendes.

Der Lauf des Blutes in den Gefässen ist folgendermassen: In dem Rückengefäss strömt es von hinten nach vorne und im Bauchgefässe von vorn nach hinten. Durch die rhythmischen Contraktionen des Herzens, die man mit der Systole und Diastole des Säugethierherzens vergleichen kann und deren es ca. 16 in der Minute macht, wird das Blut in die Kiemen getrieben und, nachdem es sich hier mit Luft versehen hat, durch die Contrak-

---

[1]) Williams: Report on british Annelida. p. 194 (nach Claparède).

[2]) Achille Costa: Annuario del Museo Zoologico d. r. Univ. di Napoli. Anno IV. 1864. Napoli 1867. p. 63. bei Pallonia rapax-Amphitrite Meckelii Delle Chiaja (nach Claparède).

[3]) Beiträge zur vergl. Anatomie und Physiologie. p. 79.

[4]) Les annélides d. golfe de Naples. 1868. p. 393. Supplément 1870. p. 128 u. 129.

[5]) C. Claus, Grundzüge der Zoologie. Bd. I. 1880. p. 468.

Mc. Intosh: Zur Anatomie v. Magelona. p. 57. Taf. XXXVIII. Fig. 3 $\psi\alpha$ u. $\psi\varepsilon$.

tionen der Kiemen in das Ventralgefäss geleitet. Eine ähnliche Athmung und Luftaufnahme wird durch die Tentakelgefässe bewirkt und das aus diesen zurückströmende Blut geht durch das reiche Gefässnetz des ersten Segmentes in das Bauchgefäss hinein. Durch die Seitenschlingen, welche das Ventralgefäss mit dem Parapodialgefäss verbinden, steigt das Blut von ersterem in dieses hinein und nimmt durch dasselbe seinen Weg nach dem vorderen Körpertheile. In den Abdominalsegmenten geht ein Theil des Blutes, nachdem es die Parapodien versorgt hat, in das Rückengefäss. Ueber den Lauf des Blutes in den oberen Längsgefässen und den von den oberen Parapodialästen nach der Darmunterseite verlaufenden Querschlingen kann ich nichts Bestimmtes mittheilen und wage ebenfalls nicht, darüber Vermuthungen auszusprechen.

Die Wandung der Blutgefässe, mit Ausnahme der des Herzens, besteht aus zwei verschiedenen Membranen. Die innere (Fig. 24, 24*a, b, c : i*) das Lumen des Gefässes auskleidende Membran ist homogen, während die äussere fein granulirt und mit spärlichen Kernen versehen ist (Fig. 24, 24*a, b, c : a*). Am Herzen kommt jedoch eine dritte zwischen den erwähnten liegende Schicht hinzu, die Muskularis (Fig. 24 u. 24*a*, *rm*), welche aus circulären Muskelfasern besteht. Diese verschiedenen Schichten entsprechen den von Ehlers[1]), Leydig[2]) und Vejdovsky[3]) genannten: tunica intima, muscularis und tunica adventitia.

Im pulsirenden Rückengefäss sieht man am lebenden Thiere eine dunkle, braunschwarze Masse, welche sich vom Anfange des Herzens bis zu der Stelle erstreckt, wo es sich in die zwei Aeste theilt, welche die Kiemen versorgen. Diese dunkle Masse ist von spindelförmiger Gestalt und an ihren Enden mit der Herzwandung verbunden. Das Blut strömt um dieses einem Pfropfen vergleichbare Gebilde herum; im entleerten Herzen liegt die Herzwandung dieser Masse, mit Ausnahme seiner spitz zulaufenden Enden, vollkommen an. Auf Quer- und Längsschnitten (Fig. 24, 24*a, dm*) erkennt man, dass diese Masse aussen von einer feinen Membran (Fig. 24, 24*a, mbd*) umgeben ist. Das von dieser Membran umhüllte Lumen ist von einem dichten bindegewebigen Balkenwerk durchzogen, dessen einzelne Balken nach allen Richtungen den Raum durchziehen. Eine ähnliche dunkle Substanz

---

1) Die Borstenwürmer. p. XIII.
2) Ueber Phreoryctes Menkeanus. p. 278.
3) Beiträge zur vergl. Morphologie d. Anneliden. I. p. 34.

im pulsirenden Rückengefäss, doch von gewundener Gestalt, beschreibt und zeichnet Claparède[1]) von Terebella vestita Gr. Ich vermuthe, dass diese Masse dazu dient, ein etwaiges Zurückströmen des Blutes, welches durch die Contraktionen der Kiemen veranlasst werden könne, zu verhindern.

Das Blut selbst ist eine rothe Flüssigkeit, die mit zahlreichen Blutkörperchen angefüllt ist. Diese sind von elliptisch-scheibenförmiger Gestalt, ca. 0,009 mm lang und 0,006 mm breit (Fig. 24 *d*). Während Th. Williams[2]) das Fehlen jeglicher Blutkörperchen in der Blutflüssigkeit der Anneliden als Regel hinstellt, haben zahlreiche neuere Forscher das Gegentheil bewiesen. Ich kann also zu dem von Blomfield und Bourne[3]) aufgestellten Verzeichniss derjenigen Ringelwürmer, deren Blut kleine Körperchen enthält, Terebellides Stroemii hinzufügen.

XI. Generationsorgane.

a) Geschlechtsprodukte (Fig. 25, 26, 26 a).

Wie die meisten Anneliden, so ist auch Terebellides getrennten Geschlechts. Beim Fischen im hiesigen Hafen habe ich die Weibchen stets in grösserer Zahl als die Männchen gefunden. Aeusserlich lassen sich beide schon durch ihre Färbung unterscheiden. Während die Männchen ein weissliches Aussehen haben, sieht der Leib der Weibchen gelblich grün aus. Schon im November 1881 fand ich sowohl Eier als Sperma vor, aber erst Ende Mai 1882 waren die Geschlechtsprodukte zu ihrer vollkommenen Ausbildung gelangt.

Die Geschlechtsprodukte füllen bei ihrer Reife die ganze Leibeshöhle an und und flottiren mit der Leibesflüssigkeit durch die ganze Länge des Körpers.

Die Eier bilden sich in dem die unten zu besprechenden Segmentalorgane umgebenden Gewebe. Dieses Gewebe besteht aus Zel-

---

[1]) Les annélides chétopodes du golfe de Naples. p. 399. Taf. XXIII. Fig. 5 *C*.

[2]) Philosophical Transactions. 1852. Part. II. p. 632. (nach Mc. Intosh).

[3]) J. E. Blomfield, B. A. and A. G. Bourne: On the occurrence of corpuscles in the red vascular fluid of Chaetopods. In: The quarterly journal of microscopical science. No. 83. July 1881. p. 500.

len, in denen man deutliche Zellkerne erkennen kann und deren Inhalt granulirt ist. An einigen Stellen ist es mit einem gelbbraunen Pigment versehen. Die Eier entstehen dadurch, dass einzelne Zellen dieses Gewebes sich abheben und nach dem Auftreten des Keimbläschens sich loslösen und in die Leibeshöhle fallen. Dieses Gewebe ist demnach homolog den von Grube[1]) beschriebenen, an der inneren Bauchseite der Brustsegmente liegenden Ovarien der Terebellen, sowie dem von Kroyer[2]) beobachteten Ovarium der Sabellen.

Die Eier haben ein gelbliches Aussehen; ihr Durchmesser beträgt 0,11 mm. Sie sind gewöhnlich etwas abgeplattet. Eischnitte lassen alle Theile eines normalen Ei's erkennen. Zu äusserst eine helle, ziemlich dicke Membran (Fig. 25 *ch*), welche den körnigen Dotter (Fig. 25 *do*) umgiebt. In diesem Dotter findet man der Peripherie genähert ein ziemlich grosses Keimbläschen (Fig. 25 *k*).

Ebenso wie die Eier ist auch das Sperma in grossen Massen vorhanden und tritt, wie die Eier, in die Höhlungen der Parapodien des Thorax hinein. Meistens findet man die Spermatozoiden zu grossen Klumpen zusammengeballt, indem sie mit ihren Köpfchen zusammenliegen und ihre schwanzartigen Anhänge strahlenförmig von der Peripherie der Klumpen abstehen (Fig. 26). Einzelne Spermatozoiden findet man selten vor (Fig. 26 *a*). Die Gestalt des Köpfchens hat Aehnlichkeit mit einer Spitzkugel. Es ist 0,002 mm lang, während der schwanzartige fadenförmige Anhang, der dem breiteren Ende des Köpfchens ansitzt, eine Länge von 0,034 mm hat. Aehnliche Spermatozoiden hat Mc. Intosh[3]) bei Magelona gefunden.

Die Geschlechtsprodukte wurden Ende Mai 1882 abgelegt. Wie schon Willemoes-Suhm[4]) beobachtete, setzen die Weibchen ihre Eier an Stücke abgestorbenen Seegrases oder an ihren Röhren ab und zwar in ansehnlichen Klumpen.

---

[1]) Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. p. 23.

[2]) Naturhistorisk Tidskrift. 2. Bd. 1838—39. p. 101. Es heisst dort: „ovaria duo per totum corpus expansa ovis ovalibus, numerosissimis repleta".

[3]) Zur Anatomie von Magelona. p. 59.

[4]) Biologische Beobachtungen über niedere Meeresthiere. p. 392. Taf. XXXII.

Dem eben genannten Forscher verdanken wir auch einen Beitrag zur Entwicklungsgeschichte [1]) von Terebellides Stroemii.

b) **Die Segmentalorgane** (Fig. 27—30).

Durch die starke Ansammlung der Geschlechtsprodukte im 5. und 6. Körpersegmente aufmerksam gemacht, fand ich bei näherer Untersuchung in jedem dieser Segmente unterhalb des Parapodiums ein Paar drüsenähnliche Körper (Fig. 29 *a*), welche ich für die Segmentalorgane halte.

Von dem an der Ventralseite der Leber verlaufenden Blutgefässe (Fig. 30 *gf*) geht zu jedem Segmentalorgan ein starker roth gefärbter Strang (Fig. 30 *str*), der sich gabelig theilt und, nachdem er das Segmentalorgan umsponnen hat, in mehrere blinde Enden ausläuft. Schnitte durch diese Stränge zeigen, dass die dicke Wandung derselben aus Cylinderzellen mit deutlichen Kernen besteht (Fig. 28 *z*), die aussen mit einem reichen Cilienkleide bedeckt sind (Fig. 28 *cl*), während das von ihnen umschlossene Lumen mit Blut angefüllt ist. Meiner Meinung nach dienen diese Stränge dazu, die die ganze Leibeshöhle erfüllenden Geschlechtsprodukte nach den Segmentalorganen hinzuleiten.

Während bei vielen Anneliden die Segmentalorgane in einer grossen Zahl von Segmenten paarig auftreten, finden sie sich, wie schon erwähnt, bei Terebellides nur im 5. und 6. Körpersegmente, eine Erscheinung, die wir auch bei den Terebellen [2]) antreffen.

Wenn ich meine Untersuchungen mit denjenigen von Cosmovici [3]) vergleiche, so finde ich eine grosse Uebereinstimmung der Segmentalorgane von Terebellides mit denjenigen von Terebella und Pectinaria. Dahingegen kann ich Ehler's [4]) Beschreibung dieser Organe nicht bestätigen, denn nach seiner Mittheilung sollen die Segmentalorgane von Terebellides keine Flimmerwimpern haben und nur mit muskulösen Wandungen versehen sein.

Die Segmentalorgane bestehen aus 2 Theilen, einem inneren

---

[1]) R. v. Willemoes-Suhm; Biolog. Beobacht. über niedere Meeresthiere. p. 391—394. Taf. XXXII.

[2]) E. Claparède: Les annélides chétopodes du golfe de Naples. p. 394 u. folg.

[3]) Léon C. Cosmovici: Glandes génitales et organes segmentaires des annélides polychètes. In: Archives de zoologie expérimentale et générale par H. de Lacaze-Duthiers. tome VIII. 1879 und 1880. p. 282, 290, 339. Taf. XXIV. Fig. 1. Taf. XXVII. Fig. 14—16.

[4]) Die Borstenwürmer. p. 43.

trichterförmigen Abschnitt (Fig. 29 *tr*) und einem kugelig angeschwollenen Theile (Fig. 29 *dr*). Der Trichter ist mit langen Cilien (Fig. 29 *cl*) besetzt. Im Lumen des angeschwollenen Theiles konnte ich keine Wimpern auffinden. Dieser verdickte, mehr einer Drüse vergleichbare Theil, der vielleicht Kittstoffe zur Anheftung der Geschlechtsproducte an Seegras und Röhren liefert, besteht aus hohen cylindrischen Zellen. Die Zellen (Fig. 27 *ze*) haben deutliche Kerne von ovaler Gestalt, einen granulirten Inhalt und sind nach aussen von einer muskulösen Membran umhüllt (Fig. 27 *m*). Eine Ausmündung dieser Organe habe ich nur einmal zu Gesicht gebracht, indem es mir gelang, mit einer feinen Borste durch den Trichter und den angeschwollenen Theil nach aussen zu gelangen. Diese äussere Oeffnung stellt einen einfachen Porus dar (Fig. 29 *po*), ähnlich dem von Cosmovici[1]) bei Pectinaria gezeichneten. An lebenden Thieren habe ich diesen Porus, der sich unterhalb des Parapodiums befindet, nicht beobachten können. Wahrscheinlich ist derselbe für gewöhnlich geschlossen.

Ohne Zweifel dienen diese Segmentalorgane als Ei- und Samenleiter, da es keine anderen Wege giebt, auf welchen die Geschlechtsprodukte aus der Leibeshöhle gelangen können.

Kiel, im Juli 1882.

---

[1]) Glandes génitales et organes segmentaires des annélides polychètes. Taf. XXVII. Fig. 16.

Erklärung der Abbildungen.

Die folgenden Buchstaben sind regelmässig zur Bezeichnung der gleichen Theile in den Figuren angewendet:

af After.
b u. b_1 Haar- resp. Hakenborsten.
bg Bindegewebe.
bm Borstenmuskeln der dorsalen Parapodialäste.
bm_1 Borstenmuskeln der ventralen Parapodialäste.
bst Bauchmark.
c Cuticula.
cl Cilien.
d Darm.
dgf Darmgefässe.
dkw Dorsale Körperwandung.
dlg Dorsales Längsgefäss.
dlm Dorsale Längsmuskelzüge.
dp Dorsaler Parapodialast.
fl Flösschen.
fp Fibrilläre Punktsubstanz.
g Ganglienzellen.
gf Blutgefässe.
hp Hypodermis.
kl Kopflappen.
kst Kiemenstiel.
l Leber.
lm Längsmuskeln.
mb Darmwandmembran.
n Neurilemm.
nk Neuralkanal.
p Peritonaeum.
pg Parapodialgefäss.

pp u. pp_1 Gefässanastomosen in den Parapodien.
q u. q_1 Segmentale Quergefässe.
rm Ringmuskeln.
s Schräge Muskeln.
sl, sl_1, sl_2 Gefässschlingen.
ul Unterlippe.
v Scheide der Längsmuskelbündel.
vkw Ventrale Körperwandung.
vlg Ventrales Längsgefäss.
vlm Ventrale Längsmuskelzüge.
vp Ventraler Parapodialast.
w, w^1 Halbringförmige Wülste.

Fig. 1. Ganzes Thier, von der Seite gesehen. Vergrösserung ca. 6/1. Nur ein Theil der Tentakeln ist gezeichnet.

bs die an der Ventralseite befindlichen Wülste,
k Kiemen,
te Tentakeln.

Fig. 1*a*. Natürliche Länge des Thieres.

Fig. 2. Vorderes Körperende, von der Bauchseite gesehen. Vergr. ca. 8/1.

bs der erste an der Ventralseite befindliche Wulst.

Fig. 3. Hinteres Körperende, von der Bauchseite gesehen. Vergr. ca. 20/1.

Fig. 4. Querschnitt durch das verbreiterte Ende eines Tentakels. Vergr. 256/1.

Fig. 4*a*. Querschnitt durch den unteren Theil eines Tentakels. Vergr. 256/1.

Fig. 4*b*. Längsschnitt durch den unteren Theil eines Tentakels. Vergr. 256/1.

Fig. 4*c*. Flächenansicht der Hypodermis eines Tentakels. Vergr. 520/1.

pi gelbbraunes Pigment.

Fig. 4*d*. Das verbreiterte Ende eines Tentakels mit den Anastomosen der Blutgefässe.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Kiemen. Vergr. 40|1. Der Pfeil giebt die Schnittrichtung von Fig. 5*b* an.

kp Kiemenplatten,
ok obere Kieme,
uk untere Kieme.

Fig. 5*a*. Schnitt durch ein Stück einer Kiemenplatte. Vergr. 256|1.

mu Muskeln,

r Hohlraum der Kiemenplatte.

Fig. 5*b*. Querschnitt durch die Kiemen in Richtung des Pfeiles in der Fig. 5. Vergr. 40|1.

cl Cilienreihen,

okp obere Kiemenplatte,

ukp untere Kiemenplatte.

Fig. 6. Haarborste vom oberen Parapodialast des Bruststückes. Vergr. 102|1.

Fig. 6*a*. Ein Stück derselben Haarborste. Vergr. 520|1.

Fig. 6*b*. Hakenborste vom unteren Parapodialast des 5. Thorakalsegmentes. Vergr. 520|1.

Fig. 6*c*. Hakenborste vom unteren Parapodialast der übrigen Brustsegmente. Vergr. 520|1.

Fig. 6*d*. Häkchen sammt den chitinösen Borsten aus den Parapodien des Abdomens. Vergr. 520|1.

h Häkchen,

A chitinöse Borsten.

Fig. 7. Querschnitt durch das 3. Körpersegment. Vergr. 40|1.

sp Speicheldrüsen.

Fig. 8. Querschnitt durch das 6. Körpersegment. Vergr. 40|1. Die Hakenborsten der unteren Parapodialäste sind nur zum Theil gezeichnet.

y das die Speiseröhre vom 4.—6. Segment umgebende Gewebe.

Fig. 9. Cuticula mit Streifen von oben bei sehr starker Vergrösserung (Immersion) gesehen.

Fig. 9*a*. Querschnitt durch einen Theil der Leibeswand. Vergr. 256|1.

z Cylinderzellen der Hypodermis,

zw Intercellularsubstanz.

Fig. 9*b*. Flächenansicht der Hypodermis. Vergr. 256|1.

z Cylinderzellen,

zw Intercellularsubstanz.

Fig. 10. Querschnitt durch das obere Schlundganglium. Vergr. 102|1.

f Nervenfasern,

m, m_1 Muskeln.

Fig. 11. Querschnitt durch das Bauchmark mit den seitlich abgehenden Nervenfasern. Vergr. 102|1.

nf seitliche Nervenfasern,

sh bindegewebige Scheide.

Fig. 12. Querschnitt durch das Bauchmark. Vergr. 256|1.

Fig. 13. Querschnitt durch den Oesophagus im ersten Segmente. Vergr. 102|1.

e Epithelzellen,

k Zellkerne.

Fig. 14. Querschnitt durch die Oesophaguswandung des 5ten Segmentes. Vergr. 256|1.

g das die Speiseröhre vom 4.—6. Segmente umgebende Gewebe.

Fig. 15. Querschnitt durch die Wandung der Leber. Vergr. 256|1.

Fig. 16. Flächenansicht der Muskelmagenwandung von innen. Vergr. 256|1.

Fig. 16*a*. Die innerste Schicht der Muskelmagenwandung von der Fläche gesehen. Vergr. 520|1.

Fig. 17. Querschnitt durch die Wandung des Enddarmes im 18. Segmente. Vergr. 256|1.

Fig. 18. Speicheldrüse. Vergr. 40|1.

Fig. 18*a*. Schnitt durch die Wandung der Speicheldrüse. Vergr. 256|1.

gr Gregarinen,

km körnige Masse,

x maschiges Zellgewebe.

Fig. 19. Veranschaulichung der Blutgefässe der einen Seite des Vorderkörpers. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutlaufes an.

an vordere Anastomosen von Bauch- und Rückengefäss,

hz der herzartig erweiterte Theil des Rückengefässes,

kag das von den Kiemen zu dem Bauchgefäss führende Gefäss.

kg das in die Kiemen gehende Gefäss,

mm Muskelmagen,

spe Speiseröhre,

Ag das neben dem Herzen liegende engere Gefäss,

wl das in der Körperwandung unterhalb der dorsalen Längsmuskelzüge verlaufende Gefäss.

Fig. 20. Die Röhre des Wurmes in natürlicher Grösse.

Fig. 21. Querschnitt durch das 16. Körpersegment, um den Blutlauf zu zeigen. Die Pfeile deuten die Richtung des Blutlaufes an,

wl wie in Fig. 19.

Fig. 22. Querschnitt durch den Hinterkörper. Vergr. 40|1.

h Häkchen,

mm Muskeln, die von der Körperwandung in den Darm gehen,

A chitinöse Borsten.

Fig. 23. Querschnitt durch den Hinterkörper, um den Blutlauf zu veranschaulichen. Die Pfeile geben die Richtung des Blutlaufes an.

Fig. 24. Querschnitt durch die Wandung des Herzens. Vergr. 102|1.

a äussere Haut,

dm dunkle Masse im Herzen,

i innere Haut,

mbd die die dunkle Masse umhüllende Membran.

Fig. 24*a*. Längsschnitt durch die Wandung des Herzens. Vergr. 102|1.

Die Bezeichnung der Buchstaben wie in Fig. 24.

Fig. 24*b*. Längsschnitt durch die Wandung der übrigen Blutgefässe. Vergr. 200|1.

a äussere Haut,

i innere Haut.

Fig. 24*c*. Querschnitt durch die Wandung der übrigen Blutgefässe. Vergr. 200|1.

a äussere Haut,

i innere Haut.

Fig. 24*d*. Blutkörperchen. Vergr. 520|1.

Fig. 25. Schnitt durch ein reifes Ei. Vergr. 256|1.

ch Eihülle,

do Dotter,

k Keimfleck,

kb Keimbläschen.

Fig. 26. Spermatozoiden zu einer kugeligen Masse zusammengeballt. Vergr. 500|1.

Fig. 26*a*. Einzelne Spermatozoiden. Vergr. ca. 560|1.

Fig. 27. Schnitt durch den angeschwollenen Theil eines Segmentalorganes. Vergr. 102|1.

lu Lumen des Organes,

m Membran,

ze Zellen mit Kernen.

Fig. 28. Schnitt durch einen von der Unterseite der Leber zu den Segmentalorganen führenden Strang. Vergr. 256|1.

z Zellen mit Kernen.

Fig. 29. Schematisches Bild eines Segmentalorganes.

dr angeschwollener Theil des Segmentalorganes,

po äussere Ausmündung desselben,

tr trichterförmiger Theil des Segmentalorganes.

Fig. 29*a*. Querschnitt durch das 6. Segment, um die Lage der Segmentalorgane zu veranschaulichen.

so Segmentalorgane.

Fig. 30. Vordertheil eines Wurmes von der Bauchseite geöffnet. Der Verdauungstraktus ist etwas nach hinten gezogen.

mu Mund,

so_{I} u. so_{II} Segmentalorgane,

spe Speiseröhre,

str die von der Ventralseite der Leber nach den Segmentalorganen führenden Stränge.

Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere.

Von

Dr. Oscar Hertwig.

Hierzu Taf. XIV—XVIII.

(Fortsetzung von Bd. XV. N. F. VIII S. 340 dieser Zeitschrift.)

Das mittlere Keimblatt der Amphibien.

b. Rana temporaria.

Als ich vor mehreren Jahren die Keimblattbildung bei Rana temporaria zu untersuchen begann, war ich weder in der Herstellung der Präparate noch in dem Verständniss einzelner eigenthümlicher Bilder, die ich erhielt, zu einem befriedigenden Ergebniss gelangt. Die Befunde indessen, welche mir die in Angriff genommene Entwicklung von Triton taeniatus, einem viel günstigeren Beobachtungsobjekt, darbot, haben mich wieder von Neuem veranlasst, den zuerst widerstrebenden Gegenstand vorzunehmen, um mir an ihm über eine Reihe von Fragen, welche augenblicklich noch der Controverse unterliegen, Gewissheit zu verschaffen. Auch wurde ich zur Ausdauer noch weiter dadurch veranlasst, dass die Forscher, welche sich in der letzten Zeit mit der Entwicklung des Frosches beschäftigt haben, Götte, Calberla und Balfour zu gerade entgegengesetzten Resultaten gelangt sind.

In seinem grossen Werke über die Entwicklungsgeschichte der Unke hat Götte[1]) wie schon vor ihm Remak, angegeben, dass das mittlere Keimblatt sich als eine einheitliche und zusammenhängende Schicht vom Darmdrüsenblatt sondere und dass alsdann ein mittlerer strangförmiger Theil von den Seitentheilen oder den

[1]) Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1865.

Segmentplatten sich abspalte und zur Chorda werde. Gegen diese Angaben, welche mehr oder minder mit der älteren Auffassung der Keimblatt- und Chordabildung harmoniren, ist Calberla[1]) in seiner 1877 erschienenen Schrift: „Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten“ zu Felde gezogen. Er gewann eine Grundlage für seinen Angriff durch gelegentlich angestellte Beobachtungen an älteren 1,3 mm langen Embryonen von Rana, welche in ihrem vorderen Theil die erste Anlage der Chorda erkennen lassen, bei welcher aber im hintersten Theile noch nicht einmal die Differenzirung in die drei Keimblätter erfolgt war. In direktem Widerspruch zu Götte fand er, dass erstens die Chorda, wie bei Amphioxus, Petromyzon etc. aus dem mittleren Theil des primitiven inneren Keimblattes entsteht, mit ihm längere Zeit in unmittelbarem Zusammenhang getroffen wird und in allmäliger Abschnürung beobachtet werden kann, und dass zweitens die seitlich von der Chorda-Anlage gelegenen Theile des inneren Keimblattes allein sich in Mesoblast und sekundären Entoblast differenziren.

Den Angriff von Calberla hat Götte[2]) alsbald erwiedert. Er weist auf die Unvollständigkeit der Untersuchungen seines Gegners hin, welche die wichtigen frühesten Entwicklungsstadien unberücksichtigt gelassen haben, und hält auf Grund erneuter Prüfung in jeder Beziehung an seiner ursprünglichen Darstellung fest, indem er den Bildern Calberla's eine andere Deutung zu geben versucht. Die zahlreichen Abbildungen von Durchschnitten sehr junger und älterer Embryonen, welche Götte gibt, enthalten manche interessante Einzelheiten, welche nur, wie ich später zeigen will, eine ganz andere Deutung nothwendig machen.

In der Streitfrage zwischen Calberla und Götte nimmt der Forscher, welcher sich zuletzt über die Keimblattbildung der Anuren ausgesprochen hat, Balfour[3]) eine unentschiedene Stellung ein. In seinem Handbuch der vergleichenden Embryologie referirt er die einander entgegengesetzten Ansichten und bemerkt von Götte, dass „er eine Reihe sorgfältiger Abbildungen seiner

---

[1]) Calberla, Zur Entwickelung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morpholog. Jahrbuch Bd. III. 1877.

[2]) Götte, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. XV. 1878. pag. 180—190.

[3]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II pag. 116—117.

Schnitte gegeben habe, welche jedenfalls seine ursprüngliche Darstellung bekräftigen", fügt aber hinzu: „Meine eigenen Beobachtungen sprechen zu Gunsten von Calberla's Angaben und soviel ich aus meinen Schnitten entnehmen kann, erscheint der Mesoblast nie als vollkommen continuirliche Schicht, sondern zeigt in der dorsalen Medianlinie stets eine Unterbrechung. Meine Beobachtungen stützen sich jedoch leider nicht auf eine hinlänglich grosse Reihe von Schnitten, um diese Frage hier definitiv zum Austrag bringen zu können".

Die Resultate, welche mir meine Untersuchungen geliefert haben und welche, um es gleich hervorzuheben, sich in jeder Hinsicht an die Resultate meiner Arbeit über Triton anschliessen, sind an zahlreichen Schnittserien, welche ich mit dem Spengel'schen Mikrotom anfertigte, gewonnen worden. Es wurden gewiss mehr denn 100 Embryonen der verschiedensten Stadien theils in frontaler, theils in sagittaler, theils in transversaler Richtung mikrotomirt. Die einzelnen Entwicklungsstadien, welche von der ersten Einstülpung der Gastrula bis zum Verschluss des Medullarrohrs untersucht wurden, verschaffte ich mir, indem ich in der üblichen Weise Froscheier künstlich befruchtete und in entsprechenden Intervallen zur Erhärtung einlegte.

Da die Conservirung und Verarbeitung der Amphibieneier, wie schon manche zu ihrer Enttäuschung erfahren haben werden, auf mannichfache Schwierigkeiten stösst, mögen hier gleich einige Worte über die angewandten Methoden ihren Platz finden. Zunächst ist die schonende Entfernung der dicken klebrigen Gallerthüllen ein mühsames Geschäft, das mit Geduld erlernt sein will. Um dies zu erreichen, bringe ich kleine Portionen des Laichs in nahezu kochendes Wasser (90—96 ° C.) für 5—10 Minuten. Dadurch wird das Ei coagulirt und in einem freilich geringen Grade erhärtet, während die Hülle und namentlich die innerste Dotterhaut brüchiger wird und sich ein wenig von der Oberfläche des Eies abhebt. Mit einer feinen, scharfen Scheere schneide ich dann unter Wasser Theile der Gallerthülle vom Ei ab, bis die innerste Dotterhaut selbst mit einreisst. Bei einiger Uebung gelingt es meist gleich mit dem ersten Schnitt dieses Resultat zu erreichen und durch Schütteln das Ei aus dem Riss in der Umhüllung herausschlüpfen zu lassen. Dasselbe wird in schonender Weise, da es noch ziemlich weich ist, mit einer Glasröhre aus dem Wasser

herausgefischt und in 0,5 % Chromsäure oder in Alkohol von 70, 80, 90 Grad etc. erhärtet.

Eine bleibende Härtung gewinnen die Froscheier allein durch Chromsäure, welche mit dem Eiweiss eine Verbindung eingeht, so dass sie auch in Wasser übertragen ihre Form nicht mehr verändern; doch werden sie brüchig und zerbröckeln leicht und zwar um so mehr, je länger sie in Chromsäure gelegen haben. Daher ist es rathsam die Objekte nicht mehr als 12 Stunden in einer höchstens 0,5 % Chromsäure zu belassen.

Anders verhält sich die Erhärtung in absolutem Alkohol; denn wenn aus ihm die Eier in dünnen Spiritus oder in Wasser gebracht werden, so verlieren sie wieder vollständig ihre Härte, werden weich und nehmen an Umfang sehr bedeutend zu, was wahrscheinlich durch eine Quellung der Dotterplättchen bewirkt wird. Die dünnen Stellen der Eiwandung sinken in Folge dessen leicht in den inneren Hohlraum hinein. In Alkohol konservirte Froscheier sind daher nicht für eine jede Einschlussmasse geeignet, sondern können nur in Massen von Paraffin etc. eingebettet werden.

Auf die weitere Anwendung von Farbstoffen hat die Härtungsmethode einen maassgebenden Einfluss. Während in Alkohol gelegene Objekte die schönsten Kernfärbungen liefern, lassen in Chromsäure erhärtete Froscheier sich nur äusserst mühsam und schlecht tingiren, so dass ich es vorzog ungefärbte Präparate zu zerschneiden und in Canadabalsam einzuschliessen. Auch ist die Färbung bei diesem Objekt in sofern überflüssig, als die Zellen in Folge der Pigmentirung und des Gehalts an stark glänzenden Dotterplättchen selbst in Canadabalsam vollständig deutlich bleiben.

Nicht unbeachtet zu lassen ist endlich der Einfluss, welchen das zur Härtung angewandte Reagens auf die Pigmentirung des Eies ausübt. Durch Chromsäure wird das Pigment theilweise und entsprechend der Koncentration der angewandten Säure zerstört. Daher tritt der Unterschied zwischen pigmentirten und unpigmentirten Zelllagen weniger scharf hervor. Da nun dieser Unterschied bei der Untersuchung der Keimblattbildung wohl berücksichtigt zu werden verdient, müssen zur Ergänzung auch Präparate von in Alkohol erhärteten Eiern, da bei ihnen das Pigment nicht verändert ist, zu Rathe gezogen werden.

Zur Einbettung der in Chromsäure konservirten Eier benutzte ich fast ausschliesslich die Calberla'sche Hühnereimasse. Dieselbe bietet hier den grossen Vortheil, dass die etwas bröckligen Zell-

schichten durch das Eiweiss fest zusammengekittet werden und nun in die feinsten Schnitte zerlegt werden können, ohne dass die Zellen auseinanderfallen und ihren Platz verändern können. In die Höhlen im Innern des Eies dringt das Eiweiss auch ein, wenn das Präparat zuvor gut ausgewässert ist und längere Zeit in der Eiweisslösung verweilt hat. Sollte man beim Schneiden die Höhlungen nicht mit Eiweiss erfüllt und den Dotter noch bröcklig finden, so bringe man das nunmehr eröffnete Ei, nachdem es ausgewässert ist, zum zweiten Male zur Durchtränkung in die Calberla'sche Masse. Alkoholpräparate dagegen sind besser in Massen wie Paraffin einzubetten, da sie in der Eiweisslösung stark quellen und weich werden.

Ein ganz besonderes Augenmerk ist auf eine genaue Orientirung und Fixirung der zu schneidenden kugeligen Körper zu richten. Ich werde später zeigen, dass man schon auf den frühesten Stadien an den Eiern Bauch- und Rückenfläche, vorn und hinten wohl unterscheiden kann. Zur Fixirung des kleinen kugeligen Körpers in einer genau bestimmten Lage ist nun wieder die Eiweissmasse ein vortreffliches Hülfsmittel. Ich nehme einen kleinen Würfel von erhärteter Leber oder festgewordener Calberla'scher Masse, spüle den anhaftenden Spiritus in Wasser ab, trockne die obere Fläche des Würfelchens mit Filtrirpapier ab und bringe auf ihr mit dem Kopf einer Stecknadel eine Delle an, welche ich mit flüssiger Eiweisslösung benetze. Darauf wird das zu fixirende Froschei in einem Uhrschälchen mit Wasser vom Spiritus befreit, auf einen Streifen Filtrirpapier zum Abtrocknen des Wassers vorsichtig übertragen und mit einem feinen etwas angefeuchteten Haarpinsel auf dem Papier gedreht, bis es die gewünschte Lage eingenommen hat. Nun drücke ich die etwas feuchte Spitze des Pinsels auf die Oberfläche des Eies so an, dass sie etwas festhaftet, hebe das Objekt in die Höhe und bringe es in die oben beschriebene mit Eiweiss befeuchtete Delle des kleinen Würfels; ziehe den Pinsel weg und orientire mit Hülfe desselben, wenn es noch nöthig sein sollte, das Ei, bis es die gewünschte Lage eingenommen hat. Ein Tröpfchen absoluten Alkohols vorsichtig zugesetzt bringt das Eiweisströpfchen zum Gerinnen, wodurch das Ei auf dem Würfel befestigt ist. Die ganze Manipulation lässt sich bei einiger Uebung in kürzester Zeit ausführen. Schliesslieh wird das auf dem Würfel befestigte Ei, nachdem es ausgewässert ist, zur Einbettung in Calberla'sche Masse gebracht.

Zur Anfertigung der Schnitte verwendet man am besten ein Mikrotom, dessen Objektschlitten mit einer Vorrichtung zur all-

seitigen Verstellung des Objekts versehen ist. Denn nur so hat man es in der Hand ungenügend orientirte Eier noch genauer zu orientiren und namentlich auch die Schnittrichtung während des Schneidens öfters zu ändern, was bei einem Gegenstand mit gekrümmten Flächen nothwendig ist, wenn man von einem möglichst grossen Theil des Objektes gute Querschnitte statt einer überwiegenden Anzahl schräger Schnitte erhalten will. Scharfe und deutliche Bilder aber werden nur von Schnitten gewonnen, die genau senkrecht zur Oberfläche durch das Ei hindurchgelegt sind.

Indem ich nach dieser ausführlichen, aber vielleicht für diesen oder jenen erwünschten Besprechung der von mir befolgten Methode zur Darstellung der Befunde übergehe, will ich dieselben in drei Kapiteln mittheilen. Das erste Kapitel behandelt die Keimblattbildung während des Gastrulastadiums, das zweite die Veränderungen an Eiern, an denen äusserlich die erste Anlage der Medullarplatte und die Rückenrinne zu sehen ist. Im dritten Abschnitt beschreibe ich erstens Eier mit einer schon wohlausgebildeten Medullarfurche und zweitens solche mit tiefem und nahezu geschlossenem Nervenrohr und solche, an welchen sich auf einem noch etwas weitern Stadium der Kopf vom übrigen Körper durch eine Furche abzusetzen beginnt.

Erstes Kapitel.

Auf dem Blastulastadium stellt das Froschei eine kugelige Blase dar, deren Wandung aus ungleich differenzirten Zellen besteht. Die eine Hälfte der Blase nämlich, welche man die animale nennt, ist dünnwandig und wird aus kleinen schwarz pigmentirten Zellen zusammengesetzt, welche in 3—4 Lagen mit einander verbunden sind. Die andere oder vegetative Hälfte zeigt eine stark verdickte Wandung aus viel grösseren dotterreichen polygonalen Zellen, welche theils pigmentfrei theils nur ein wenig in der Umgebung des Nucleus pigmentirt sind und in vielen Lagen locker zusammengehäuft einen hügeligen Vorsprung in den so eingeengten Hohlraum der Blastula bedingen. Wo die ungleich differenzirten Hälften der Kugeloberfläche zusammen treffen, vermitteln Zellen, welche Götte als Randzone der primären Keimschicht bezeichnet, einen Uebergang.

Zur Frage nach der zukünftigen Bestimmung der schon jetzt unterscheidbaren Theile will ich gleich hier Stellung nehmen und hervorheben, dass ich mit Götte, dem Hauptbearbeiter der Amphibienentwicklung, nicht ganz übereinstimme. Götte unterschei-

det die am animalen Pole gelegenen pigmentirten Formelemente als Embryonalzellen von den Dotterzellen, wobei er von der Ansicht ausgeht, dass die Embryonalzellen allein die morphologische Grundlage des Embryo, die Keimblätter, bilden, die gröberen Dotterzellen dagegen daran nicht theilnehmen, sondern im Embryo und in der Larve bis zu ihrem Verbrauche zu anderen Zwecken indifferent bleiben. Die animale Hälfte der Blastula ist für ihn der eigentliche Keim oder die primäre Keimschicht, welche mit einer besonderen Randzone in die zur Nahrung dienende Dotterzellenmasse übergeht. Götte erklärt sich mithin für zwei schon von Bär aufgestellte Sätze: 1 „dass das Froschei ebenso wie die Eier der anderen Wirbelthiere in Keim und Dotter, d. h. in eine morphologische Grundlage des Embryo und in eine dieselbe ernährende Substanz zerfalle, 2. dass jener Keim oder die eigentliche Embryonalanlage sich in Keimblätter spalte".

Nach meinen Untersuchungen ist eine derartige scharfe Trennung in Keim und Dotter, welche im Hinblick auf die Verhältnisse bei den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere aufgestellt worden ist, bei den Batrachiern nicht möglich. Denn einmal gehen animale und vegetative Zellen an der „Randzone Götte's", wie dieser auch hervorhebt, allmälig in einander über, zweitens aber wird von einem Theil der Dotterzellen das Epithel des Darmkanals, das innere Keimblatt, geliefert, und nur ein Theil wird als Reservematerial aufgebraucht. Die Dotterzellen sind also direkt an der Bildung des Embryo mit betheiligt, sie sind ebenfalls ein Theil des Keimes. So billige ich denn mehr einen Satz, welchen Götte an einer andern Stelle seines Buches in einem gewissen Widerspruch zu den oben angeführten Sätzen ausspricht. „Keim und Nahrungsdotter sind am Anfang ihrer Entwicklung als zwei mehr oder weniger ungleiche Hälften eines einheitlichen Ganzen aufzufassen, welche am Umfang des Eies mit ihren Rändern zusammenhängen, innen aber durch die Keimhöhle aus einander gehalten werden. Mit anderen Worten — Keim und Nahrungsdotter bilden anfangs eine einfache dickwandige Hohlkugel oder Blase".

Wie bekannt, entsteht aus dieser Blase durch Einstülpung die Gastrula. Die Einstülpung erfolgt an einer Stelle der Randzone, wo animaler und vegetativer Theil der Blastula zusammenstossen. Sie macht sich äusserlich bemerkbar durch eine scharfe Furche, welche auf ihrer einen Seite durch schwarz pigmentirte kleine Zellen, auf der anderen Seite durch grosse helle Dotterelemente begrenzt wird. Wie bei Triton nimmt die Furche bald die Form

eines Hufeisens (Taf. XIV, Fig. 3) an und umschliesst eine helle Dottermasse (*d*), welche der einzige von aussen sichtbare Rest der vegetativen Blasenhälfte ist, die sich mittlerweile fast vollkommen nach innen eingestülpt hat und von den sich stark in die Fläche ausbreitenden Zellen der animalen Hälfte umwachsen worden ist. Auf diesem Stadium sind schon die dorsale und die ventrale Fläche des Embryo vollkommen genau zu unterscheiden, indem die Krümmung des Hufeisens nach oben, die Oeffnung nach unten gekehrt ist. Es ist daher eine vollkommen genaue Orientirung behufs Anfertigung von Schnitten leicht möglich.

An etwas älteren Eiern, bei welchen der Process der Einstülpung weiter vorgeschritten ist, geht das Hufeisen allmälig in einen Kreis (Taf. XIV, Fig. 4) über, indem sich die Rinne ventralwärts ausdehnt, bis die beiden Enden zusammengestossen sind. Der kreisförmige Blastoporus ist jetzt noch ziemlich weit; die in ihm eingeschlossene, ihn ganz ausfüllende Zellenmasse ist der sogenannte Dotterpfropf (*d*), durch welchen der Eingang zur Gastrulahöhle bis auf eine kleine Spalte eingeengt, wenn nicht ganz verlegt wird. Auf den ersten Blick scheint es nun, als ob in dieser Periode die spätere Rücken- von der Bauchseite nicht mehr zu unterscheiden sei. Eine genauere Betrachtung lehrt indessen, dass der Dotterpfropf keinen gleichmässigen Anblick darbietet, insofern eine Hälfte ganz pigmentfrei ist und weissgelb aussieht, die andere aber ein wenig bräunlich pigmentirt ist. Ferner ist auch der an die weissgelbe Hälfte des Dotterpropfes angrenzende Theil des Eies viel schwärzer pigmentirt als die Umgebung der anderen Hälfte. Nach diesen Verschiedenheiten kann man sich über dorsal und ventral an der Kugeloberfläche orientiren, da die unpigmentirte Partie des Dotterpfropfes der Rückenfläche des Embryo zugekehrt ist.

Wer die Anlage des mittleren Keimblattes in ihrem Beginn kennen lernen will, muss sich schon dem Studium von Eiern mit einem weiten kreisförmigen Blastoporus zuwenden und durch dieselben in allen drei Richtungen des Raumes Durchschnitte anfertigen. Eine Auswahl von solchen ist in der Figur 10 auf Taf. XIV, sowie in den Figuren 1—3, 5, 8 auf Taf. XV dargestellt worden.

Für die Anuren gilt in noch viel höherem Grade der Satz, welchen ich schon für die Tritonen aufgestellt habe: dass noch ehe die Bildung der Gastrula überhaupt vollendet ist, sich im Umkreis des Blastoporus Veränderungen abspielen, welche mit der Anlage des mittleren Keimblattes zusammenhängen. Verschiedenartige Processe, welche beim Amphioxus sich zeitlich nach

einander vollziehen, wie die Entstehung des zweiblätterigen Keims und die darauf folgende Bildung des Mesoblasts durch Aussackung, fallen hier in Folge abgekürzter Entwicklung zeitlich zum Theil zusammen. Dadurch wird bei den Amphibien die Zellverschiebung, welche während der Gastrulation vor sich geht, kein einfacher, sondern ein mehr complicirter und schwieriger zu verstehender Process.

An einem sagittalen Schnitt, der in der Medianebene oder nahe derselben durch das Ei hindurch geführt worden ist (Taf. XV, Fig. 10), sieht man, dass die Einstülpung noch nicht beendet ist, da noch zwei Hohlräume neben einander vorhanden sind 1) eine ziemlich ansehnliche Keimhöhle (*F*) und 2) eine spaltförmige kleinere Gastrulahöhle (*dh*). Soweit die erstere reicht, sind die beiden primären Keimblätter noch nicht zu gegenseitiger Berührung gelangt; zweiblätterig ist bis jetzt der Keim nur in der dorsalen Wand des Urdarms und ventralwärts in der Umgebung des Blastoporus geworden. Das sind zugleich auch die beiden Regionen, welche wir jetzt und auf den nächsten Stadien allein in Rücksicht auf die sich hier abspielenden Vorgänge zu untersuchen haben.

In der dorsalen Wand des Urdarms sind die beiden Keimblätter, wenn Schnitte nahe der Medianebene vorliegen (Taf. XV, Fig. 8), ziemlich von gleicher Mächtigkeit, ein jedes etwa 3—4 Zellenlagen dick, und setzen sich aus den gleichen Elementen zusammen, aus kleinen schwärzlich pigmentirten Embryonalzellen. Am Ektoblast kann man die an der Oberfläche gelegenen Zellen, welche cubisch und sehr pigmentreich sind, als ein besonderes Stratum, als eine Deckschicht von einer Grundschicht unterscheiden, im Entoblast (*Enc*) werden die Zellen nach dem blinden Ende des Urdarms zu etwas voluminöser und weniger pigmentirt und gehen in die grösseren Dotterzellen der ventralen Wand über.

In einiger Entfernung von der Medianebene ist an den Bildern von Sagittalschnitten eine sehr wichtige Veränderung wahrzunehmen (Taf. XIV, Fig. 9); es gesellt sich nämlich jetzt zu den zwei oben beschriebenen Blättern noch eine dritte einfache Zellenschicht (*End*) hinzu, welche die Begrenzung des Urdarms übernimmt. Sie setzt sich ziemlich scharf von den drei bis vier Zellenlagen ab, welche in dem zuerst beschriebenen Präparat den Urdarm begrenzten und unterscheidet sich von ihnen auch noch dadurch, dass die Elemente zwei bis dreimal so gross und fast frei von Pigmentkörnchen sind. In der Nähe des Urmundes (*) verschwindet die dritte

Schicht, sie verschmilzt mit der zweiten, so dass die dorsale Urmundlippe selbst wieder nur zweiblätterig ist. Querschnitte durch dieselbe Region (Taf. XV, Fig. 5) bestätigen uns das Gesagte. Wir erblicken hier 1) den sehr engen spaltförmigen Urdarm (*dh*), der auch noch eine sehr geringe seitliche Ausdehnung aufweist und 2) die durch eine Dotterbrücke von ihm geschiedene und noch nicht zum Schwund gebrachte Keimhöhle (*F*). Nur in ihrem mitteleren Theil setzt sich die dorsale Wand des Urdarms aus 2 Blättern kleiner pigmentirter Zellen zusammen, während sie zu beiden Seiten davon dreiblätterig wird durch eine neu hinzutretende Lage grosser wenig pigmentirter Dotterzellen (*End*). Diese hängen mit der eingestülpten Dottermasse (*D*), welche die ventrale Begrenzung des Darmspaltes abgiebt, zu beiden Seiten des letzteren zusammen.

Um uns bei der weiteren Beschreibung rascher verständigen zu können, will ich den einzelnen schon jetzt unterscheidbaren Theilen Namen geben, welche ich auch in der Tritonarbeit gebraucht habe, indem ich mir den Beweis für die Berechtigung dieser Namengebung für später vorbehalte, und so bezeichne ich 1) das den Urdarm in einem dorsalen Streifen begrenzende, aus drei bis vier Lagen pigmentirter Zellen bestehende Blatt (*Enc*) als Chordaentoblast; 2) die seitlich davon zur Begrenzung dienende Lage grosser Dotterzellen (*End*) und die mit ihnen zusammenhängende ventral gelegene Dottermasse als Darmentoblast und 3) die drei bis vier Lagen pigmentirter Zellen, welche sich im unmittelbaren Anschluss an den Chordaentoblast seitlich von ihm ausbreiten und sich zwischen Ektoblast und Darmentoblast trennend hineinschieben, als Mesoblast (*Me*). Zur Ergänzung der oben gegebenen Beschreibung bemerke ich jetzt noch, dass der Mesoblast sich über den Bereich des Urdarms hinaus beiderseits eine Strecke ventralwärts ausdehnt und zwischen äusseres Keimblatt und eingestülpte Dottermasse dazwischen schiebt, doch wird die Abgrenzung als besonderes Blatt allmälig etwas undeutlicher.

Beachtung verdienen auf dem vorliegenden Stadium endlich auch in frontaler Richtung durch den Blastoporus hindurch gelegte Schnitte, durch welche das Ei in eine dorsale und eine ventrale Hälfte zerfällt (Taf. XV, Fig. 1—3); sie belehren uns über die Veränderungen, die in der seitlichen und ventralen Umgebung des Urmundes vor sich gehen. Wie Figur 1 zeigt, ist die ringförmige, den Dotterpfropf umgrenzende Furche, welche dorsal in den Urdarm führt, seitlich nur wenig tief in die Dottermasse ein-

gegraben; ihre Tiefe nimmt ventralwärts (Fig. 3) immer mehr ab, was an einer Folge von Frontalschnitten sowie an einem Sagittalschnitt (Fig. 8) leicht zu erweisen ist. Es stimmt dies ganz gut überein mit der allmäligen Entwicklung der kreisförmigen Furche, wie sie bei äusserer Betrachtung des Eies verfolgt werden konnte.

In Bezug auf die Keimblattbildung ist hervorzuheben, dass bereits auf diesem frühen Stadium in der seitlichen und ventralen Umgebung des Urmundes drei gut gesonderte Zellenschichten zu erkennen sind, der Entoblast, der Mesoblast und die Dottermasse, welche wir zum Darmentoblast hinzurechnen.

Als Mesoblast bezeichne ich in Figur 1 drei bis vier Lagen kleiner pigmentirter, nach innen vom äusseren Keimblatt gelegener Zellen. Sie werden durch einen deutlichen Spaltraum von ihm geschieden mit Ausnahme des freien Randes der seitlichen Urmundlippen, wo beide Blätter, deren Zellen sich vollständig gleichen, in einander umbiegen. An Schnittserien kann man leicht die Continuität der hier und der bei Untersuchung der Decke des Urdarms als Mesoblast beschriebenen Zellenlagen nachweisen. Nach innen wird der Mesoblast von mehreren Lagen ansehnlich grosser, fast pigmentfreier Zellen bedeckt, die der eingestülpten Dottermasse angehören; dieselben überziehen auch nach der Ringfurche zu in einfacher Lage die Innenfläche der seitlichen Urmundlippen, wobei sie nach dem freien Rande der letzteren an Grösse abnehmen und in die kleinen pigmentirten Zellen übergehen. Danach findet in der Umgebung des Blastoporus ein Zusammenhang aller 3 unterscheidbaren Zellenblätter statt.

An einem noch mehr ventralwärts folgenden Schnitt (Fig. 3) ist die Ringfurche fast vollständig verstrichen; die Mitte des Bildes nimmt die Dottermasse (*d*) ein, deren oberflächlichster Theil von der Ringfurche umgeben, sich als in Bildung begriffener Dotterpfropf absetzt. Sie wird nach aussen von zwei Blättern pigmentirter kleiner Zellen bedeckt, die in der Umgebung der Ringfurche sowohl unter einander, als auch mit den oberflächlichen Zellen der Dottermasse zusammenhängen.

Einen Schnitt, der durch die ventrale Umgebung des Dotterpfropfs und zwar gerade durch die in Entstehung begriffene ventrale Urmundlippe in frontaler Richtung geführt ist, stellt Fig. 2 dar. Sie zeigt uns die Dottermasse von kleinen pigmentirten Zellen bedeckt, welche in der Medianebene eine einzige Masse bilden, seitlich davon aber deutlich in zwei Blätter getrennt sind; die mediane ungesonderte Partie entspricht der ventralen Urmund-

lippe, an welcher der Uebergang des Entoblasts in den Mesoblast stattfindet.

Um unsern Einblick in die Zellenvertheilung innerhalb des Keims noch mehr zu vervollständigen, müssen wir noch einen Blick auf die ventrale Hälfte des schon früher beschriebenen Sagittalschnittes (Taf. XIV, Fig. 10) werfen; dabei werden wir finden, dass ventral vom Blastoporus der Mesoblast sich nur eine kleine Strecke weit zwischen Entoblast und Dottermasse hineinschiebt und dass sich die beiden letztern alsdann eine Strecke weit unmittelbar aneinander lagern bis nahe an die vordere Fläche des Eies, wo vis à vis dem Urmund die Keimhöhle (*F*) noch erhalten und nach aussen nur vom Ektoblast überzogen ist.

Auf Grund der mitgetheilten Befunde lassen sich jetzt bereits schon zwei wichtige Sätze aufstellen. Erstens, der Mesoblast entwickelt sich bei den Anuren zu einer Zeit, wo die Gastrulaeinstülpung noch nicht vollendet ist, und zweitens, er legt sich zuerst in der Umgebung des Blastoporus an.

Als nächstes Entwickelungsstadium untersuchte ich Eier, die einen engen Blastoporus, aber noch keine Anlage der Medullarplatten darbieten.

Bei ihnen ist der Einstülpungsprocess beendet, die Keimhöhle daher gänzlich geschwunden. Der Urdarm hat sich bedeutend vergrössert und bildet namentlich im zukünftigen Kopftheil des Eies eine ansehnliche Höhle. Die Wandungen des Keims bestehen allenthalben zum kleineren Theil aus zwei, zum grösseren Theil aus drei Keimblättern. Die dorsale Wand des Urdarms besitzt etwa die gleiche Mächtigkeit, wie auf dem vorhergehenden Stadium, während die ventrale Wand, da sich alles Dottermaterial hier und in der Umgebung des Blastoporus ansammelt, verdickt ist. Der letztere wird vollständig durch den Dotterpfropf geschlossen, das mittlere Keimblatt ist deutlicher abgegrenzt und hat sich über eine grössere Oberfläche ausgedehnt, indem es vom Blastoporus an weiter ventralwärts und nach vorn reicht, so dass nur in einem kleinen Bereich nach unten und vorn die beiden primären Keimblätter unmittelbar auf einander liegen. Diese Gegend ist zugleich die dünnste Stelle des Eies, welche bei unvollständig erhärteten Eiern am leichtesten einsinkt und so eine Delle an der Kugeloberfläche erscheinen lässt.

Zur Illustration dieser Verhältnisse dienen die Figuren 4, 6, 9 und 7 auf Tafel XV. Figur 4 stellt einen durch den ventralen Theil des Blastoporus in frontaler Richtung hindurch gelegten

Schnitt dar, welcher etwa dem Schnitt Fig. 1 entspricht. Die seitlichen Urmundlippen, die durch eine tiefere Furche vom Dotterpfropf abgesetzt sind, enthalten an ihrer Innenfläche eine einfache Lage grosser, ziemlich pigmentfreier Dotterzellen (*End*), welche sich namentlich an Spirituspräparaten deutlicher vom pigmentirten Mesoblast abheben.

Dieser ist ein scharf markirtes Blatt, welches am Lippenrand mit Ektoblast und Entoblast verschmilzt und ventralwärts noch weit herabreicht.

In Figur 6 haben wir einen weiter dorsal gelegenen Frontalschnitt vor uns, welcher durch den vordersten Theil des Dotterpfropfs hindurchgeht. Der letztere steht hier ausser Zusammenhang mit den übrigen Dotterzellen, von deren ventraler Masse aus er nach oben gleichsam vorgeschoben ist. In Folge dessen führt die an der Oberfläche sichtbare Rinne direkt in den Urdarm hinein und die Lippen des Blastoporus gehen direkt in die Wand der Gastrula über. An dieser unterscheidet man deutlich drei Keimblätter. Zu innerst liegt der Darmentoblast, eine einfache Lage grosser unpigmentirter Zellen, die in grösserer Entfernung vom Blastoporus 2 — 3 Lagen dick wird. Seine Trennung vom Mesoblast und die Trennung des letzteren vom Ektoblast ist eine vollkommen scharfe. Von Wichtigkeit sind die Verhältnisse an den Urmundlippen, welche nicht wie an dem vorher beschriebenen Schnitte an ihrer ganzen Innenfläche von Entoblastzellen überzogen werden. Diese hören vielmehr schon in einiger Entfernung von dem Lippenrande auf an einer Stelle, welche häufig durch eine kleine Furche (*) markirt wird, wie wir bei weiter entwickelten Embryonen noch viel besser zu beobachten Gelegenheit haben werden. Es zieht sich also der Entoblast, welcher in der ventralen Umgebung des Urmunds bis an die Oberfläche des Eies vordringt, in der dorsalen Gegend mehr in das Innere des Eies zurück. Der von ihm unbedeckte Randtheil der Urmundlippe wird von einer einzigen Masse stark pigmentirter Zellen gebildet, welche nach Aussen in den Ektoblast, nach Innen in den Mesoblast übergehen.

In Figur 9 ist der Schnitt gerade durch die dorsale Urmundlippe in einer Richtung hindurchgelegt, welche durch die Linie *ab* im Sagittalabschnitt Fig. 7 angedeutet ist. In Folge dessen besteht der mittlere Theil der Gastrulawandung, welcher dem dorsal vorgeschobenen Dottermaterial (*D*) fest aufliegt, aus einer einzigen ziemlich dicken Masse pigmentirter Zellen (*Enc*), von

welchen die am meisten nach unten gelegenen sich besonders durch ihren Pigmentgehalt auszeichnen und indem sie eine cylindrische Form annehmen, zu einer einfachen Schicht in regelmässiger Weise zusammenschliessen. Seitlich davon zeigt uns die Wand der Gastrula die üblichen 3 wohl gesonderten Keimblätter. Die nun weiter nach vorn in einiger Entfernung vom Urmund folgenden Schnitte weichen von dem eben geschilderten Schnitt nur darin ab, dass die mittlere Zellenmasse, indem die beiden seitlichen Trennungsspalten sich bis zur Verschmelzung in der Mittellinie berühren, in 2 Blätter gesondert ist. Von diesen entspricht das innere, an das Dottermaterial angrenzende dem Chordaentoblast; an ihn schliessen sich beiderseits Mesoblast und Darmentoblast (*End*) an, wodurch die Wandung mit Ausnahme des mittleren Streifens dreiblätterig wird.

Zur Vervollständigung der an 3 Frontalschnitten gewonnenen Vorstellungen verweise ich jetzt noch auf den in Fig. 7 dargestellten Sagittalschnitt. Da derselbe etwa mit der Medianebene zusammenfällt, so enthält die rechts in der Figur gelegene Decke des Urdarms nur 2 Keimblätter, Ektoblast und Chordaentoblast, welche an der dorsalen Urmundlippe in einander übergehen. Die Uebergangsstelle (*ld*) ist wulstartig verdickt und entspricht der zusammenhängenden Zellenmasse, welche auf dem Frontalschnitt Fig. 9 beschrieben wurde. Auf mehr von der Medianebene entfernten, von mir nicht abgebildeten Sagittalschnitten sehen wir die Wandung plötzlich dreiblättrig werden, was wieder mit den Befunden der Frontalschnitte übereinstimmt. Auf der linken Seite der Fig. 7 ist die ventrale Urmundlippe (*lv*) durch eine mässig tiefe, aber viel deutlichere Furche als auf dem vorhergehenden Stadium (Fig. 8) vom Dotterpfropf abgesetzt. Von ihr aus dringt der Mesoblast als ein ziemlich dickes und scharf contourirtes Blatt zwischen Ektoblast und Dottermasse weit ventralwärts vor.

Schon in der Einleitung wurde von mir hervorgehoben, dass zwischen Anuren und Tritonen in der Entwicklung der Keimblätter eine Uebereinstimmung herrscht. Um hierfür den Nachweis zu führen, wollen wir jetzt die Befunde, welche wir von den zwei zur Untersuchung gelangten Stadien der Froschentwicklung erhalten haben, mit den entsprechenden Befunden aus der Tritonentwicklung vergleichen. Zu dem Zwecke lenke ich die Aufmerksamkeit auf die Abbildungen, welche ich in meiner Arbeit über Triton taeniatus auf Tafel XIII u. XIV gegeben habe. Die Vergleichung lehrt uns, dass zwar mehrere, aber nur nebensächliche Abweichungen

vorhanden sind, während die fundamentalen Vorgänge sich gleichen.

Die Verschiedenheiten zeigen sich in folgenden Punkten:

Bei den Tritonen bestehen die Keimblätter aus grossen Zellen, die gewöhnlich in einfacher Lage neben einander angeordnet sind. So werden der Ektoblast und der Chordaentoblast aus einer einfachen Lage grosser cylindrischer Zellen und das mittlere Keimblatt aus nur zwei Lagen ovaler oder polygonaler Zellen gebildet, von welchen die eine als parietaler, die andere als visceraler Mesoblast bezeichnet wurden. Bei den Anuren dagegen enthalten die Keimblätter viele und kleine, mehrfach übereinander geschichtete Zellen, wie denn das äussere und das mittlere Keimblatt, sowie der Chordaentoblast drei bis fünf Zellenlagen dick sind. Zweitens sind bei den Tritonen die Embryonalzellen nur durch Grösse und Form von einander unterschieden, während sich bei den Anuren der wechselnde Gehalt an Pigment noch als ein sehr auffälliges Merkmal hinzugesellt. Dort erleichtert die bedeutende Grösse und die einfache Lage der Zellen in den Keimblättern das Studium ihrer Entstehung; hier giebt der Pigmentgehalt der Embryonalzellen zur Entscheidung mancher Fragen einen guten Wegweiser ab. Bei den Anuren endlich erscheint die Entwicklung der Keimblätter noch mehr verkürzt als bei den Tritonen, da das mittlere Keimblatt bei jenen früher auftritt und sich über einen grösseren Theil der Eioberfläche ausbreitet, als bei diesen auf entsprechenden Stadien. So scheint es mir beim Frosch auf den zuletzt beschriebenen Stadien so weit angelegt, als bei Tritoneiern, die auf ihrer Oberfläche die Rückenrinne deutlich erkennen lassen.

Alle diese Unterschiede sind aber von ganz untergeordneter Bedeutung im Hinblick auf die Uebereinstimmung, welche in allen wesentlichen Punkten der Entwicklung herrscht. Solche wesentlichen Punkte sind:

1) Bei den Tritonen und Anuren setzt sich die Decke des Urdarms im Bereich eines Mittelstreifens, der sich vom Blastoporus bis zum Kopftheil erstreckt, aus 2 Keimblättern, Ektoblast und Chordaentoblast, zusammen. Bei den Tritonen (Tafel XIII Fig. 11 und Tafel XIV Fig. 1) ist der Chordaentoblast eine Lage hoher cylindrischer Zellen, bei den Anuren enthält er 3 bis 4 Lagen kleiner stark pigmentirter Zellelemente. In beiden Fällen biegt er am Rand der dorsalen Lippe des Urmunds direkt in den Ektoblast über. Sein Pigmentgehalt bei Anuren beweist, dass er

durch Einwanderung von Zellen der animalen Hälfte der Blastula entstanden ist.

2) Zu beiden Seiten des Mittelstreifens lässt die Wandung des Urdarms bei Tritonen und Anuren 3 resp. 4 Keimblätter erkennen. Als Grenze gegen den Darmraum sehen wir bei den Tritonen eine Lage sehr grosser polygonaler Dotterzellen, die in jeder Hinsicht von den Cylinderzellen des Chordaentoblasts unterschieden sind, bei den Anuren beobachten wir an ihrer Stelle eine einfache Lage kleinerer Zellen, die ventralwärts mit der Dottermasse zusammenhängen und sich, wenn auch nicht in ihrer Form, so doch durch das Fehlen des Pigments wieder sehr wesentlich von den stark pigmentirten Zellen des Chordaentoblasts als etwas Verschiedenes abheben. Sie stellen den Darmentoblast dar und stammen durch Einwanderung von den Zellen der vegetativen Hälfte der Blastula ab. Dafür spricht bei Anuren der Mangel der Pigmentirung und bei den Tritonen ihre Grösse und Uebereinstimmung mit den Elementen der ventral angehäuften Dottermasse. Ferner ist ganz besonders als ein übereinstimmendes Merkmal hervorzuheben, dass der Darmentoblast sowohl bei Tritonen als Anuren an keiner einzigen Stelle direkt in das äussere Keimblatt übergeht, sondern von ihm allenthalben in der Umgebung des Blastoporus durch den sich dazwischen schiebenden Mesoblast getrennt wird.

3) Der Mesoblast wird in beiden Fällen nach vorn vom Urmund paarig angelegt und geht (besonders bei den Anuren) in den sich zwischenschiebenden Chordaentoblast continuirlich über. Desgleichen lässt sich ein Zusammenhang seiner visceralen Zellschicht mit dem Darmentoblast an der mit einem Sternchen bezeichneten Stelle namentlich aus später noch mitzutheilenden Befunden mit Sicherheit erkennen. Der Mesoblast entwickelt sich ferner am frühesten als zusammenhängendes Blatt vom Blastoporus und von beiden Seiten des Chordaentoblasts aus und verbreitet sich von hier allmälig über die ventrale Seite des Eies.

4) Ausser der paarigen Anlage des Mesoblasts haben wir noch bei Tritonen und Anuren auf eine unpaare Anlage aufmerksam zu machen. Sie entwickelt sich von der ventralen Lippe des Blastoporus aus ventralwärts, gehört also dem hinteren Ende des Embryo an und steht mit den paarigen Theilen lateralwärts und nach oben in Zusammenhang.

5) Wie bei den Tritonen sprechen auch bei den Anuren alle Verhältnisse dafür, dass der Mesoblast nicht von einem der primären Keimblätter durch Abspaltung gebildet worden sein kann. Vom Ektoblast kann er sich nicht abgespalten haben, da zwischen beiden zu allen Zeiten und mit Ausnahme der Urmundlippen überall ein schmaler Spaltraum zu beobachten ist; gegen eine Abspaltung vom Entoblast aber spricht die abweichende Natur der Zellen, der Pigmentgehalt auf der einen und der Pigmentmangel auf der anderen Seite. Denn die Annahme, dass sich das Pigment erst nach der Abspaltung in dem Mesoblast gebildet habe, würde vollständig aus der Luft gegriffen sein. Folglich kann der Mesoblast nur von den Stellen aus entstanden sein, wo er mit den übrigen Keimblättern zusammenhängt, in der Umgebung des Blastoporus und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts und er muss von hier aus zwischen die primären Keimblätter hineingewachsen sein, sich allmälig nach allen Seiten ausbreitend.

Hier lässt sich nun die weitere Frage aufwerfen, ob die Mesoblastzellen vom Ektoblast oder vom Darmentoblast abstammen, da mit beiden am Blastoporus ein Zusammenhang stattfindet. In der Arbeit über Triton hatte ich bei der Discussion dieser Frage beides für möglich gehalten und vorläufig eine doppelte Ursprungsquelle angenommen, glaubte aber, dass der Mesoblast sich vorwiegend von dem Entoblast aus vergrössere, weil mir einerseits das Zellenmaterial des Ektoblasts für die geforderte Leistung nicht auszureichen schien, andererseits die Dotterzellen sich mir in einer bestimmten Zone des Dotterpfropfs durch Theilung zu vermehren schienen. Die an den Froscheiern gesammelten Erfahrungen lassen eine bestimmtere Antwort zu. Der Pigmentgehalt ist hier entscheidend und weist uns darauf hin, dass die Mesoblastzellen von den Elementen der animalen Hälfte der Blastula abstammen müssen und dass nur vom Ektoblast aus eine Anlagerung neuer Elemente, ein weiteres Hineinwachsen, ausgehen kann. Die pigmentfreien Zellen des Darmentoblasts sind hierbei jedenfalls unbetheiligt. Ich muss also in diesem Punkte, durch welchen übrigens das Wesen des ganzen Vorgangs als eines Einfaltungsprocesses gar nicht berührt wird, eine Correctur in der Auffassung, welche in der Arbeit über Triton ausgesprochen wurde, eintreten lassen. Im Uebrigen habe ich auch dort nicht nur beide Möglichkeiten zugegeben, sondern mich sogar selbst für zwei Bezugsquellen des Mesoblasts ausgesprochen.

Wenn wir jetzt aus der vorgenommenen Vergleichung das

Endresultat ziehen, so ergibt sich uns beim Frosch und beim Triton, abgesehen von Differenzen in sehr untergeordneten Verhältnissen, eine vollständige Uebereinstimmung in Bezug auf alle wesentlichen Vorgänge in der Bildung des mittleren Keimblatts, und ich glaube auf Grund der beschriebenen Befunde und der an sie angeknüpften Erörterungen den Entwicklungsprocess, wie er sich am Froschei abspielt, in folgender Weise beschreiben zu dürfen: Die Gastrulaeinstülpung beginnt an den Grenzen der animalen und vegetativen Hälfte der Blastula und führt zu dem Ergebniss, dass der eine dorsale Theil der eingestülpten Blase aus pigmentirten animalen Zellen, der andere ventrale und seitliche Theil aus vegetativen Zellen besteht. Anfänglich stellt die sich entwickelnde Gastrula einen Doppelbecher dar, dessen innere Wand nur in der Umgebung des Blastoporus der äussern Wand anliegt, sonst aber noch durch einen weiten Zwischenraum, die Keimhöhle, getrennt ist. Schon von diesem frühen Stadium an wird der Verlauf der weiteren Invagination ein viel complicirterer, es wachsen nämlich an der dorsalen Seite der Gastrula animale Zellen aus der inneren Wand des Doppelbechers längs zweier paralleler Linien hervor, die in geringer Entfernung von der Mittellinie von dem Blastoporus eine Strecke nach dem zukünftigen Kopfende des Embryo reichen; sie bilden zwei blattartige Massen, die sich zwischen innere und äussere Wand des Doppelbechers trennend hineinschieben. Von jetzt ab beginnen also drei Anlagen sich gleichzeitig in dem vom äusseren Blatt des Doppelbechers umgrenzten Raum auszubreiten. Erstens weitet sich der eigentliche Hohlraum der Gastrula oder der innere Becher unter Verdrängung der Keimhöhle aus, und zweitens schieben sich gleichzeitig die beiden Mesoblastanlagen immer weiter ventralwärts und nach vorn zwischen die Doppelwandungen hinein. Ihr Hineinwachsen erfolgt nunmehr nicht allein von dem dorsalen Rand des Blastoporus aus, sondern auch von seiner ventralen Umrandung in demselben Maasse, als sich die hufeisenförmige Rinne in eine kreisförmige umwandelt.

Wenn wir uns die aus der inneren Wand des Doppelbechers als zwei Anhänge hervorwachsenden Mesoblastmassen in zwei Blätter gespalten denken, wie dies ja auf späteren Entwickelungsstadien mit dem Sichtbarwerden der Leibeshöhle geschieht, dann finden wir, dass die Einstülpung bei der Gastrulation eine complicirtere als bei wirbellosen Thieren ist; denn es entsteht durch sie alsbald ein dreigetheilter Raum: ein weiterer Mittelraum, der

später zum Darm wird, und zwei engere Nebenräume, aus welchen später die Coelomsäcke hervorgehen; der erstere ist von den letzteren durch zwei Falten, die von der Bauchseite des Embryo ausgehend bis zur Rückenseite nahe der Medianebene emporreichen, unvollständig getrennt. Alle drei Räume öffnen sich am Blastoporus nach aussen. Bei der Gastrulation der Amphibien haben wir es mit einem Worte nicht mit einer einfachen, sondern einer dreifachen Einfaltung zu thun. Die zwei seitlichen Aussackungen liefern die paarigen Mesoblastanlagen, die als Ausgangsbildung vorhandene mittlere Einsackung liefert das Darmdrüsenblatt mit Ausnahme eines unpaaren dorsalen Streifens animaler Zellen, welcher sich zwischen die beiden Mesoblastsäcke hineinschiebt und zum Chordaentoblast wird.

Geschichtliches. Von der hier von mir gegebenen Darstellung und Deutung weichen die Angaben meiner Vorgänger in jeder Beziehung ab. Ich beschränke mich allein auf eine Darlegung und Kritik der von Götte[1]) vertretenen Ansichten. Götte lässt eine zusammenhängende Zellenmasse sich in das Innere der Blastula einstülpen, welche er secundäre Keimschicht nennt, und er stellt sich den Keim, wenn die Rusconi'sche Oeffnung verwachsen ist, als eine doppelwandige Blase vor, in welcher die Dotterzellenmasse, mit einem Theil der Innenwand verwachsen, eingeschlossen ist. An der secundären Keimschicht lässt er die Zellenlage, welche den Darm auskleidet, alsbald sich in einem festeren Gefüge von den übrigen mehr locker zusammenhängenden Embryonalzellen (Mesoblast) absondern und das Darmblatt bilden. Er bezeichnet dasselbe als eine Abscheidung von der freien Fläche seines Mutterbodens und vergleicht es der Deckschicht des äusseren Keimblatts. Ferner lässt er es gleich nach seiner Absonderung an seinen Berührungsstellen mit der Dotterzellenmasse verschmelzen, welche letztere er als einen vom Keim verschiedenen Theil und als Ernährungsmaterial des Embryo auffasst. Den nächsten Grund für diese nachträgliche Verschmelzung findet er darin, dass die Darmblattzellen bei ihrer relativen Unthätigkeit sich ihrem Wesen nach in demselben Maasse den Dotterzellen nähern, als sie sich von den umgebenden Elementen entfernen, welche bei der raschen Entwickelung der betreffenden Anlagen sich andauernd verändern.

Der Darstellung Götte's kann ich in keinem Punkte zu-

---

[1]) Götte, Entwicklungsgeschichte der Unke. pag. 122—145.

stimmen. Erstens finde ich zu allen Zeiten die Zellen des Darmdrüsenblattes mit der Dottermasse in Verbindung, so dass von einer erst nachträglich erfolgenden Verschmelzung nicht die Rede sein kann. Zweitens sehe ich, wenn der Mesoblast sich entwickelt, auch schon das Darmdrüsenblatt als eine besondere Zellenlage vorhanden und von Anfang an durch mangelnde Pigmentirung von den pigmentirten Mesoblastzellen unterschieden. Ausserdem hat Götte viele Verhältnisse übersehen, da er die Mesoblastentwicklung nicht von Anfang an Schritt für Schritt bei seinen Untersuchungen verfolgt hat. So ist ihm denn verborgen geblieben 1) die Art und Weise, wie vom Blastoporus aus der Mesoblast sich allmälig über die Eioberfläche ausdehnt, 2) seine dorsal vom Blastoporus paarige und ventral von ihm unpaare Anlage. Verborgen geblieben ist ihm auch 3) das Vorhandensein des von mir als Chordaentoblast bezeichneten Mittelstreifens, sowie 4) das gegenseitige Verhalten der Keimblätter am Blastoporus. Indem so Götte von vornherein auf keinem festen Boden steht, erklärt sich nun auch seine Stellung, welche er in Betreff der Chordaentwicklung einnimmt, eine Frage, welcher wir uns in einem zweiten Kapitel jetzt zuwenden wollen.

Zweites Kapitel.

Die Eier, welche in diesem Abschnitte untersucht werden sollen, sind leicht an folgenden äusseren Merkmalen zu erkennen:

Der Blastoporus, welcher auf dem letztbeschriebenen Stadium noch deutlich als runder weisser Fleck hervortrat, verkleinert sich rasch in solchem Maasse, dass der von ihm umschlossene Dotterpfropf kaum noch als weisses Pünktchen auf schwarzem Untergrund zu bemerken ist und sehr leicht übersehen werden kann. Während dieser kurz andauernden Entwicklungsperiode kann man sich über oben und unten an dem immer kugelig bleibenden Ei nicht mehr orientiren. Eine Orientirung wird erst wieder möglich, wenn auf der Oberfläche zwei Gebilde sichtbar werden, die Rückenrinne und die erste Anlage der Medullarplatten. Die Rückenrinne (Taf. XIV, Fig. 5 *t*) bildet sich etwas früher und verläuft in gerader Richtung vom Blastoporus nach dem Kopfende des Eies; sie ist aber ausserordentlich viel schwerer als bei den Tritonen wahrzunehmen, einerseits weil sie weniger ausgeprägt, ja oft kaum angedeutet ist, und andererseits weil die glänzende schwarze Pigmentirung der Eioberfläche ein genaueres Erkennen stört.

Etwas später grenzt sich am Kopfende des Eies die Hirnplatte durch einen quer verlaufenden Medullarwulst ab, der sich in zwei nach rückwärts gerichtete Schenkel fortsetzt. Der von ihnen eingeschlossene Raum wird durch die Rückenrinne in eine linke und rechte Abtheilung zerlegt.

An der Art gekennzeichneten Eiern ist es nun wieder leicht, nach verschiedenen Richtungen genau orientirte Schnitte anzufertigen, an welchen wir uns erstens mit der Umbildung des Chordaentoblasts und zweitens mit den Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus bekannt machen wollen.

1. Rückenfläche des Embryo. (Taf. XVI).

Auf einem Querschnitt durch den Rückentheil des Embryo (Taf. XVI Fig. 1), nahe dem Kopfende, ist der Ektoblast nur aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt, aus einer unteren Lage cylindrischer und einer oberflächlichen Lage mehr cubischer Zellen. Gleichzeitig ist er in der Medianlinie ein wenig verdünnt, wodurch eine kleine Einsenkung an der Oberfläche, die Rückenfurche (*t*) hervorgerufen wird. Grade unter ihr und durch eine nach oben convexe Linie von ihr abgesetzt liegt eine Zellenmasse (*ch*), in welcher sofort die Anlage der Chorda erkannt wird. Sie wird seitlich von der linken und der rechten Hälfte des Mesoblasts, welcher im vorderen Theil des Embryo sehr verdünnt ist und nur aus 2—3 Lagen cubischer Zellen besteht, durch zwei Linien getrennt, welche von den beiden Enden des oben erwähnten convexen Bogens in verticaler Richtung nach abwärts reichen. Der Entoblast (*End*) ist an senkrecht geführten Schnitten als ein besonderes Blatt gut zu unterscheiden, enthält aber nur eine einzige Lage sehr stark abgeplatteter Zellen, welche sich durch geringe Pigmentirung auszeichnen und daher als ein weisslicher Streifen den pigmentirten Mesoblast gegen den Darmraum abgrenzen. In geringer Entfernung von der Medianlinie verändern die Entoblastzellen auf der mit zwei Sternchen bezeichneten Strecke ihren Charakter, werden cubisch und mit Pigmentkörnchen erfüllt; namentlich aber ist hervorzuheben, dass sie von der oben beschriebenen Chordaanlage durchaus nicht zu trennen sind. Diese erscheint auf dem vorliegenden Stadium und im vorderen Bereich des Embryo durchaus als eine leistenförmige Verdickung des Darmdrüsenblattes, welche sich zwischen die beiden Mesoblastmassen trennend hineinschiebt.

Einen ähnlichen Befund bietet Figur 4, ein durch die Mitte

der Chorda geführter Schnitt. Der Mesoblast hat an Dicke zugenommen. Die Chordaanlage (*ch*) ist mit dem Darmdrüsenblatt (*End*) verbunden, dessen Zellen an der Verschmelzungsstelle und auch noch eine kleine Strecke seitlich davon pigmentirt sind.

Je weiter wir nun von hier eine Schnittserie nach rückwärts verfolgen, um so mehr verändert sich der Befund in einer sehr charakteristischen Weise, welche in sehr zahlreichen Fällen ein wie das andere Mal beobachtet wurde. So sehen wir in Figur 2, wie rechterseits von der Chordaanlage und in geringer Entfernung von ihr eine Abgrenzung zwischen Entoblast und Mesoblast plötzlich nicht mehr möglich ist und wie beide Keimblätter, wenn auch nur eine kleine Strecke (*) weit, unter einander verschmolzen sind. Auch fällt diese kleine Strecke (*) noch dadurch besonders in die Augen, dass auf ihr das Darmdrüsenblatt an seiner unteren Fläche eine kleine Vertiefung, oder wenn wir uns die Verhältnisse räumlich vorstellen, eine Furche besitzt. Auf der linken Seite der Figur entspricht der Befund noch ziemlich der von Figur 4 gegebenen Beschreibung.

Noch charakteristischer ist das Bild eines wenig weiter nach dem Blastoporus zu gelegenen Querschnittes (Fig. 3). Die Chordaanlage (*ch*) erscheint hier in der Form eines Quadrates, dessen unterste Zellenlage an der Begrenzung des Darmraums Theil nimmt und sich beiderseits bis zu den mit einem Stern (*) gekennzeichneten Stellen in eine einfache Lage von 5 — 7 cubischen, pigmentirten Zellen (*Enc*) fortsetzt. Diese Lage ist von dem darüber befindlichen Mesoblast durch einen Spaltraum, der in den verticalen seitlichen Begrenzungsspalt der Chorda umbiegt, geschieden; desgleichen ist sie aber auch an dem bezeichneten Ort * von dem Darmdrüsenblatt ein wenig abgesetzt und lässt sich nicht direct in dasselbe weiter verfolgen. Das eine mit der Chorda verbundene mittlere Zellenblatt (*Enc*) ist pigmentirt, das seitliche (*End*) dagegen ist mit Ausnahme der nächst angrenzenden Zellen pigmentfrei. Das eine gehört, um an früher gebrauchte Bezeichnungen zu rascherer Verständigung anzuknüpfen, dem Chordaentoblast, das andere gehört dem Darmentoblast an. Wo ersteres mit den beiden seitlichen Blättern zusammenstösst, sind wieder zwei bemerkenswerthe kleine Stellen (*) gegeben, an welchen eine Verschmelzung des Mesoblasts mit den Begrenzungszellen des Darmraums beobachtet wird. Auch ist hier wieder die am vorigen Präparat beschriebene Furche und jetzt noch deutlicher als dort vorhanden, sie wird, wie man hier klar sieht, dadurch bedingt, dass der Darmentoblast um seine

eigene Dicke weiter in die Darmhöhle als der Chordaentoblast vorspringt. Wollte man die Spaltlinien, durch welche der Mesoblast von beiden getrennt wird, in gerader Richtung verlängern, so würden sie sich nicht treffen, sondern um Zellenbreite an einander vorüberziehen. Zwischen beiden Spaltlinien nun liegt die wichtige Stelle (*), welche durch eine Einschnürung nach dem Darm zu gekennzeichnet die Verschmelzung des Mesoblasts mit dem Chorda- und dem Darmentoblast aufweist.

Wie in dem abgebildeten Fall, liess sich noch an vielen anderen Präparaten wahrnehmen, dass sich die cubischen Zellen sowohl des Chorda- als auch des Darmentoblasts nach entgegengesetzten Richtungen zu schräg stellen und an die Mesoblastzellen angrenzen. Es ist ein Bild, wie es entstehen müsste, wenn zwei aus zwei einfachen Zellenblättern bestehende Falten mit ihren Rändern, an welchen die Zellen des einen in die Zellen des andern Blattes umbiegen, auf einander treffen.

Die Sagittalschnitte durch das vorliegende Stadium führe ich noch dem Leser in den Figuren 10—12 Tafel XV vor. Der erste Schnitt, welcher mit der Medianebene zusammenfällt, lässt an der Decke des Darms nur zwei Zellenblätter, Ektoblast und Chordaentoblast, erkennen, welche an der etwas verdickten dorsalen Blastoporuslippe in einander umbiegen. Die ventrale Lippe stellt einen dicken Zellenwulst dar, aus welchem sich die drei Keimblätter gesondert nach abwärts erstrecken. Auf einem nur wenig seitlich geführten Schnitt (Fig. 11), von welchem noch der Umschlagsrand der seitlichen Blastoporuslippe getroffen wurde, bemerken wir drei Zellenblätter; wir sind jetzt in die Gegend der Mesoblastanlage (*Me*) gelangt, welche nach abwärts von einem einschichtigen Blatt pigmentirter Zellen (*Enc*) bedeckt wird. Letzteres entspricht der Zellenlage, in welche sich der Chordastreifen nach beiden Seiten zu fortsetzt. In der Gegend der seitlichen Blastoporuslippe sind alle drei Keimblätter verschmolzen, um dann wieder weiter ventralwärts gesondert aufzutreten. An dem dritten Sagittalschnitt endlich, welcher noch mehr seitlich in einiger Entfernung vom Urmund geführt worden ist, schiebt sich das mittlere Keimblatt vom Rücken bis zur Bauchfläche als eine überall getrennte Schicht zwischen Ektoblast und Darmentoblast hinein, welcher letztere jetzt aus unpigmentirten Zellen besteht und ventralwärts in die Dotteransammlung übergeht.

G e s c h i c h t l i c h e s. Wenn wir jetzt zum Vergleich die Beschreibungen anderer Forscher heranziehen, so bemerken wir, dass

Calberla diese frühen Stadien nicht untersucht hat, und dass Götte und andere die Befunde, welche ich an zahlreichen Schnittserien stets in derselben Weise constatiren konnte, übersehen haben. Einzelne kurze Angaben, welche Götte macht und mit zwei Abbildungen [1]) illustrirt, kann ich mit meinen Beobachtungen in keine Uebereinstimmung bringen. Götte lässt nämlich vor der Chordabildung, worin ich ihm schon oben entgegen getreten bin, die drei Keimblätter von einander gesondert sein und lässt das Darmblatt durch das feste hautartige Gefüge seiner Zellen sich von der lockeren Zellenmasse des mittleren Keimblattes unterscheiden. Die Lockerung der Zellen des Mesoblasts muss hier wohl ein Kunstprodukt sein, hervorgerufen durch das Eindringen der zum Schneiden benutzten Einbettungsmasse. Den mittleren Theil des Mesoblasts lässt Götte verdickt sein und eine mediane Kante bilden, welche den darüber liegenden Ektoblast von unten her eindrückt. Er bezeichnet ihn als Axenstrang. Derselbe entspricht unserem Chordaentoblast und gleicht ihm bis auf den wichtigen Punkt, dass unter ihm das Darmblatt als eine gesonderte Bildung vorhanden sein soll. Auf der folgenden Entwicklungsperiode, auf welcher der Keim bedeutend dünner geworden ist, soll sich der Axenstrang als Anlage der Wirbelsaite von den beiden Seitentheilen des mittleren Keimblattes oder den Segmentplatten trennen und so ein allseitig isolirtes Gebilde darstellen, da die Trennung vom Darmblatte schon vorher bestand. Die hauptsächlichen Differenzpunkte zwischen Götte und mir bestehen also erstens darin, dass ich die Angabe, es bestände in der Mittelzone des Keimes ein gesondertes Darmdrüsenblatt als unrichtig bezeichnen muss, und zweitens darin, dass Götte die seitlich von der Chordaanlage in einer bestimmten Region des Keims gelegenen Stellen, welche ich mit einem Sternchen in meinen Abbildungen überall bezeichnet habe, nicht beobachtet hat.

Beurtheilung der Befunde. Was bedeuten nun die von mir beschriebenen eigenthümlichen Bilder? Auf dieselben fällt Licht, wenn wir sie mit den in meiner Tritonarbeit gegebenen Abbildungen vergleichen, welche ich auf Taf. XIV (Fig. 1—5) nachzusehen bitte. Dieselben machen freilich auf den ersten Blick einen etwas abweichenden Eindruck; doch beruht dies allein auf dem Hervortreten des einen untergeordneten Momentes, dass beim

[1]) Götte, Beiträge etc. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XV. Taf. X. Fig. 47 u. 48.

Triton und beim Frosch die Ausgangsbildungen etwas verschiedene sind, indem dort der Chordaentoblast eine einfache Schicht cylindrischer Zellen ist (Fig. 1), hier aus mehreren Lagen kleiner polygonaler Elemente zusammengefügt ist (Fig. 3). Hiervon und von den daraus sich weiter ergebenden Verschiedenheiten abgesehen, ist die Uebereinstimmung in der Umbildung des Chordaentoblasts beim Triton und beim Frosch eine ziemlich vollständige. Man vergleiche zunächst Figur 3 der beiden Arbeiten mit einander. In beiden Fällen ist die Chordaanlage vom äussern Keimblatt durch eine bogenförmige Linie abgegrenzt, von deren beiden Enden eine verticale Spalte nach abwärts geht und eine Trennung gegen den Mesoblast bewirkt. Die Trennung ist aber noch eine unvollständige, denn am unteren Ende der Spalte sehen wir bei Triton die cylindrischen Zellen des Chordaentoblasts in das parietale Blatt des Mesoblasts umbiegen. Auch beim Frosch fehlt ein derartiger Zusammenhang nicht, nur dass er etwas seitlich von der Chordaanlage an die mit einem Stern bezeichneten Stellen verlegt ist. Dies rührt daher, dass die verticalen Spalten an ihrem unteren Ende rechtwinkelig umbiegen, was bei Triton nicht der Fall ist, sich noch eine kleine Strecke weit in horizontaler Richtung fortsetzen und dadurch bis zu der kleinen Communicationsstelle (*) eine Schicht cubischer Zellen vom Mesoblast abtrennen. Da nun bei Triton ohne Frage die 2 verticalen Spalten durch eine Einfaltung des Chordaentoblasts zur Bildung der zwei Chordafalten entstanden sind, werden wir auch beim Frosch die Ursache für die zwei verticalen, nach unten horizontal umbiegenden Spalten in einer Einfaltung zu suchen haben. Der Faltenrand würde dann an den Stellen * liegen, wo die cubische Zellenlage in den Mesoblast übergeht. Bei Triton würden wir ein ähnliches Bild wie beim Frosch gewinnen, wenn wir uns die 2 Chordafalten verlängert und dann noch eine Strecke weit in horizontaler Richtung umgebogen denken. Ferner besteht in beiden Fällen ein Zusammenhang zwischen Darmentoblast und Mesoblast. Von ganz nebensächlicher Natur und aus der verschiedenen Beschaffenheit der Zellen zu erklären ist der Unterschied, dass bei Triton die Chordaanlage an ihrer unteren Fläche in Folge des Einfaltungsprocesses mit einer Furche versehen ist, während eine solche beim Frosch kaum angedeutet wird.

Zur Beurtheilung des nächst weiter entwickelten Stadiums vergleiche man Figur 4 (Triton) und Figur 2 mit einander. Hier hat sich sowohl beim Triton als beim Frosch der Mesoblast vom Darm-

und Chordaentoblast abgetrennt und es sind die ursprünglichen Communicationsstellen (*) nur noch schwach angedeutet.

Auf einem dritten Stadium endlich (Fig. 5 u. Fig. 4) sehen wir die Scheidung ganz vollzogen und Darm- und Chordaentoblast verschmolzen. Beim Triton und beim Frosch können jetzt die Querschnittsbilder die Vorstellung erwecken, als sei die Chordaanlage durch eine Verdickung des Darmdrüsenblattes gebildet worden.

Nachdem wir so im wesentlichen eine Uebereinstimmung der Befunde bei beiden Vertretern der Amphibien dargethan haben, werden wir auch zu derselben Erklärung greifen und die Abtrennung der Chorda vom mittleren Keimblatt auf einen Einfaltungsprocess zurückführen müssen, da nur so die von mir geschilderten Bilder sich verstehen lassen. Für den Frosch ist hierbei als eine Besonderheit die Erscheinung anzuführen, dass die zwei Chordafalten grösser werden und sich eine Strecke weit seitlich über den Bereich eines compacten mittleren Theils hinaus horizontal umbiegen; der mittlere Theil allein wird zur Chorda, während ein anderer Theil des Chordaentoblastes einen mittleren Streifen an der Decke des Darmkanals bildet und sich so zum Darmentoblast ergänzend hinzugesellt. Beim Triton dagegen schien mir der dorsale Verschluss des Darmkanales allein durch das Vorwachsen der zwei Darmfalten nach der Mittellinie zu bewirkt zu werden ohne Betheiligung von Zellen des Chordaentoblasts.

2. Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus.

Nach Untersuchung der Rückenfläche des Embryo sei jetzt noch unser Augenmerk auf den Blastoporus und seine nächste Umgebung gerichtet. Figur 6 auf Tafel XVI zeigt uns einen Frontalschnitt durch den ungemein engen Blastoporus, welcher von dem entsprechend verkleinerten Dotterpfropf ganz ausgefüllt wird. Die Urmundlippen sind verdickt und lassen uns wieder einen Zusammenfluss aller drei Keimblätter wahrnehmen. Das Darmblatt hört schon in einiger Entfernung vom Urmund auf an einer Stelle (*), welche öfters in einer recht auffälligen Weise durch eine Einkerbung bezeichnet wird, und schlägt sich hier in die ihm anliegende Zellenlage des mittleren Keimblattes um. Die Oberfläche der Urmundlippen wird, wo sie an den Dotterpfropf angrenzt, von einer besondern Lage regelmässig cubischer Zellen, die pigmentirt sind, eingenommen. Man kann sich verleiten lassen, dieselbe als eine Fortsetzung des Darmblattes zu betrachten,

was nicht richtig ist, denn sie hört an der oben erwähnten Einkerbung auf; vielmehr ist sie nichts anderes als eine Fortsetzung der Deckschicht des Ektoblasts noch eine Strecke in den Urmund hinein, woselbst ihre Elemente im Vergleich zu den an der freien Oberfläche des Eies gelegenen an Höhe zunehmen.

Der Mesoblast hat jetzt vom Urmund aus schon fast die ganze Oberfläche des Eies umwachsen (Taf. XIV, Fig. 1) mit Ausnahme einer kleinen vorn und ventral gelegenen Gegend, wo sich die beiden primären Keimblätter berühren. An Schnitten, die durch den Urmund und diese Gegend zugleich hindurch gehen, erscheint er als eine vollständig paarige Anlage, deren zwei Hälften hinten durch den Eingang in den Urdarm, nach vorn durch die zweiblätterige Gegend des Keims geschieden sind.

In geringer Entfernung einerseits vor, andererseits hinter dem Urmund sind die Frontal-Schnitte Taf. XVI, Fig. 7, 8 und 5 angefertigt. Der erstere ist durch die vordere Urmundlippe hindurchgelegt und entspricht daher der im vorigen Kapitel beschriebenen Figur 9 (Tafel XV) eines jüngeren Stadiums. In der Mitte wird die Decke des Urdarms durch eine einzige Zellenmasse eingenommen, welche den Uebergang des Ektoblasts in den Chordaentoblast vermittelt und besonders nach dem Darmraum zu schwarz pigmentirt ist. Seitlich davon sind die 3 Keimblätter durch zwei Spalten deutlich von einander abgegrenzt, wobei der einschichtige Darmentoblast durch seine pigmentfreien Dotterzellen wieder auffällt. Auf dem nächsten Schnitte (Fig. 8), welcher der Gegend unmittelbar vor dem Umschlagsrand entspricht, ist in der mittleren Zellenmasse eine Sonderung erfolgt, indem der Ektoblast sich auch in der Mitte, wenn schon nur durch eine etwas unbestimmtere Contour, absetzt. Desgleichen machen sich auch schon ein wenig die Contouren bemerklich, durch welche sich die Chordaanlage (*ch*) vom Mesoblast zu scheiden beginnt. Sie erscheint als ein halbcylindrischer Zellenstrang und hängt unmittelbar mit einer Schicht cylindrischer Pigmentzellen zusammen, welche die Decke des Urdarms bilden. Diese Schicht dehnt sich über die Chordaanlage hinaus nach links und rechts aus und ist an der Stelle, wo sie durch eine kleine Furche (*) vom Darmentoblast getrennt ist, gleich dieser vom Mesoblast nicht abzusondern.

Aus derartigen Befunden müssen wir wieder schliessen, dass am Urmundrand der Ektoblast in das Innere der Embryonalform hineinwuchert und hier einerseits in einen Mittelstreif ihrer dorsalen Wand übergeht, der den Darm nach oben als Chordaento-

blast begrenzt, andererseits sich in den Mesoblast continuirlich verfolgen lässt. Dadurch, dass dann in geringer Entfernung vom Urmund sich die Chorda anzulegen beginnt, wird der Mesoblast bis auf eine kleine Stelle ausser Zusammenhang mit den übrigen Keimblättern gebracht. Wie sich diese Stelle noch eine Zeit lang markirt und allmälig schwindet, haben wir schon an den in grösserer Entfernung vom Blastoporus angefertigten Schnitten gesehen, welche bei Betrachtung der Rückenregion (Fig. 3, 2, 4) ihre Beschreibung gefunden haben.

An Frontalschnitten durch den Theil des Eies, welcher nach rückwärts vom Blastoporus folgt (Fig. 5), überzeugen wir uns wieder, dass der Mesoblast sich hier anders als im Rückentheil entwickelt, nämlich als eine einzige Zellenmasse, welche durch eine zusammenhängende Schicht von Dotterzellen von einer ventralen kleinen Aussackung des Darmraums getrennt ist und weiter ventralwärts von der Dottermasse bedeckt wird.

Sagittalschnitte lehren endlich (Taf. XIV, Fig. 11), dass an der ventralen Lippe des Urmunds der Mesoblast (*Mev*) sich nicht vom Ektoblast und Entoblast sondern lässt, weil er von hier aus zwischen beide hinein gewuchert ist. In diesem nach rückwärts gelegenen und etwas anders sich entwickelnden Theil des Mesoblasts geschehen keine Schritte zur Anlage der Chorda. Letztere bildet sich auf diesem Stadium und was gleich schon bemerkt werden mag, auch in der Folgezeit nur vor dem Blastoporus in der Gegend, wo sich der Mesoblast paarig, durch den Chordaentoblast getrennt, anlegt.

Drittes Kapitel.

Bei der Betrachtung älterer Embryonen wollen wir denselben Gang der Darstellung wie im zweiten Kapitel einhalten, uns zuerst mit den Veränderungen an der Rückenfläche des Embryo und namentlich mit der Entwicklung der Chorda beschäftigen, und dann den Vorgängen in der Umgebung des Blastoporus unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

1. Rückenfläche des Embryo.

An Eiern, deren Medullarwülste sich deutlich von der Oberfläche abheben und eine flache, ziemlich breite Furche umsäumen (Taf. XIV, Fig. 6), haben mir Querschnitte Bilder geliefert, welche uns über die Entwicklung der Chorda in einer sehr klaren und überzeugenden Weise belehren und zu einer weiteren Bestätigung der

schon im zweiten Kapitel gewonnenen Ansichten dienen. Während am Kopfende des Embryo die Chorda schon als vollständig isolirtes Organ angelegt ist, finden wir, weiter nach rückwärts, successiv jüngere Entwicklungsstadien, so dass wir uns auch an diesen und sogar noch an viel älteren Embryonen über die Genese der Chorda unterrichten können.

Einen Schnitt durch das Kopfende der Chorda gibt Taf. XVI, Fig. 10. Die Chorda erscheint hier als ein runder und scharf abgesetzter Strang, zu dessen beiden Seiten der Mesoblast zu den Urwirbelplatten verdickt ist, um dann in einiger Entfernung schliesslich auf nur zwei Zellenschichten verdünnt zu werden. Der Entoblast ist eine einfache Zellenlage, welche unterhalb der Chorda und in nächster Nähe derselben sehr kleine und zum Theil ganz abgeplattete Elemente enthält. Diese (*Enc*) sind zugleich schwarz pigmentirt, wodurch sie sich von den alsbald folgenden, etwas grösseren Dotterzellen (*End*) unterscheiden. Auch das darüber gelegene äussere Keimblatt bietet einiges Bemerkenswerthe dar. Die zu einer Rinne eingebogene Medullarplatte lässt die Stricker'sche Grund- und Deckschicht deutlich erkennen, erstere aus zwei Lagen lang spindliger Zellen, letztere aus einer einzigen Schicht cubischer Zellen gebildet; sie setzt sich so in ihrem ganzen Zellengefüge vom übrigen Ektoblast ab. Dieser ist zu beiden Seiten der Medullarplatte, also im Bereich des äusseren Blattes der Medullarfalten, verdickt und wird erst dann auf 2 Zellenlagen, auf eine Grund- und eine Deckschicht, reducirt. Im verdickten Theil nun sieht man beiderseits der Medullarplatte und nur durch einen Spaltraum von ihr getrennt zwei Massen ovaler Zellen, die sich von 2 Lagen darüber hinziehender Ektoblastzellen als etwas besonderes unterscheiden. Auf dem Querschnitt schieben sie sich keilförmig bis zum Umschlagsrand der Medullarfalten empor. Das ganze gleicht in hohem Grade den Abbildungen, welche His[1]) von der Entwicklung der Spinalganglien beim Hühnchen gegeben hat; auch glaube ich, dass wir beim Frosch auf diesem frühen Stadium schon derartige Anlagen vor uns haben. Wenn dies der Fall ist, dann sprechen die Bilder zu Gunsten der von His vertretenen Ansicht, dass sich die Ganglien nicht direct aus dem oberen Theil des Medullarrohrs, sondern aus dem an die Medullarplatten angrenzenden Streifen des Ektoblasts entwickeln.

---

[1]) His, Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1879.

Der Beschreibung zweier Entwicklungsstadien der Chorda lege ich die Figuren 9 und 11 (Taf. XVI) zu Grunde. Die erstere stellt einen Schnitt etwa durch die Mitte der Medullarplatte dar, zu deren beiden Seiten im Ektoblast wieder zwei Zellenaggregate als Spinalganglienanlagen zu bemerken sind. Die Chordaanlage ist nur gegen die Medullarplatte und die zwei Mesoblasthälften abgegrenzt, nach unten, wo eine besondere als Darmdrüsenblatt zu deutende Zellenlage fehlt, nimmt sie noch selbst an der Begrenzung des Urdarms Theil und enthält hier eine kleine Furche. Ihre untere Zellenlage setzt sich nach links und rechts in eine einfache aus kurz cylindrischen und stark pigmentirten Zellen gebildete Lage (*Enc*) fort, welche durch horizontale Umbiegung desselben Spaltes, durch den sich die Chorda seitlich abgrenzt, gleichfalls deutlich vom Mesoblast getrennt ist. Doch nur auf eine sehr kleine Strecke. Denn das pigmentirte Blatt biegt alsbald um, indem sich seine Zellen mit ihrer Längsaxe erst schräg und dann quer stellen, und verschmilzt an einer Stelle (*), welche sich nach unten durch eine kleine Furche noch ausserdem markirt, mit dem mittleren Keimblatt. Seitlich grenzt an die Furche das einschichtige Darmdrüsenblatt an und ist hier gleichfalls, indem es umbiegt, mit dem Mesoblast verschmolzen, von welchem es sich sonst durch einen Spalt mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit absetzt. Auch setzt es sich ausserdem noch dadurch ab, dass es unpigmentirt ist bis auf den Umschlagsrand (*), wo immer einige stark pigmentirte Zellen den Uebergang vermitteln.

Noch deutlicher markiren sich alle diese Verhältnisse an dem noch rückwärts gelegenen Schnitte (Fig. 11), welcher durch einen Theil des Embryo hindurchgeht, wo sich die Medullarwülste noch nicht erhoben haben. Die Medullarplatte ist daher flach ausgebreitet, kennzeichnet sich als verdickte Partie des Ektoblasts sowie durch spindlige Beschaffenheit ihrer Zellen und wird durch die Rückenrinne in zwei Hälften gesondert. Von dem vorherbeschriebenen Schnitt unterscheidet sich unsere Figur 11 erstens darin, dass das pigmentirte Zellenblatt, welchem die Chordaanlage mit ihrer unteren Seite aufsitzt, etwas breiter ist und den Boden einer breiten flachen Furche abgibt. Die Ränder derselben kommen dadurch zu Stande, dass das Darmdrüsenblatt an der Stelle (*), wo es in den Mesoblast umbiegt, nach unten einen Vorsprung bildet. In dieser Weise wird einerseits der Ort, wo der Zusammenhang des Chorda- und des Darmentoblasts mit dem mittleren Keimblatt stattfindet, für den Beobachter auffälliger, andererseits

tritt ihm die Chorda mit dem ihrer unteren Fläche verbundenen Zellenblatt oder der Chordaentoblast noch mehr als etwas vom Darmdrüsenblatt verschiedenes entgegen.

Eine Serie ähnlicher und nicht minder klarer Bilder gewinnt man bei Untersuchung noch älterer Embryonen, sowohl solcher, bei welchen die Medullarwülste weit erhoben sind, als solcher, bei welchen sie sich zum Verschluss zusammen neigen und solcher, bei denen sich das Kopfende vom Rumpfe abzuschnüren beginnt.

Da Organe, wie das Medullarrohr, die Chorda etc. sich während der ersten Perioden des Embryonallebens an ihrem hinteren Ende continuirlich weiter entwickeln, so hängt es nur davon ab, dass man durch die entsprechenden Regionen der verschieden alten Embryonen Schnitte hindurchlegt, um im Wesentlichen identische Bilder zu erhalten. Man kann also den Bildungsvorgang der Chorda, worauf ich schon bei der Untersuchung des Triton aufmerksam gemacht habe, ebensowohl bei ziemlich weit ausgebildeten Embryonen mit geschlossenem Nervenrohr, als auch bei solchen mit eben erst sich markirender Primitivrinne feststellen. Nur vollzieht derselbe sich später in einem immer kleiner werdenden Bezirke. Und so verweise ich jetzt noch um jeden Zweifel an der Richtigkeit der von mir vertretenen Auffassung der Chordabildung zu heben, auf die Figuren 3 und 4, sowie auf die Figuren 8—11 auf Tafel XVII.

Die Figuren 4 und 3 sind nach Schnitten gezeichnet, welche bei Embryonen, deren hoch erhobene Medullarwülste eine tiefe Furche umgrenzen, in geringer Entfernung vor dem Blastoporus angefertigt sind. Hier ist das Rückenmark auch noch in seiner Entwicklung zurück und stellt eine gekrümmte Platte mit weiter Furche dar. Die Chorda bildet auf dem Querschnitt einen verdickten Strang, der sich, wenn wir nach dem vorliegenden Bild (Fig. 4) allein urtheilen wollten, in der Medianlinie vom Darmdrüsenblatt aus entwickelt zu haben scheint. Doch ist dieser mittlere zur Chorda verdickte Theil des Darmdrüsenblatts, da er aus kleinen pigmentirten Elementen besteht, von dem seitlich angrenzenden Theil, einer einfachen Lage grosser pigmentfreier Zellen, unterschieden. Auch fällt an seiner unteren Fläche eine in die Chordaanlage eindringende Rinne in die Augen.

Auf einem der weiter nach rückwärts folgenden Schnitte (Fig. 3) sieht man dann plötzlich an der Stelle (*), wo vorher die Chordaanlage in das eigentliche Darmdrüsenblatt überging, den Zusammenhang zwischen beiden gelöst. Die unterste in einer bo-

genförmigen Linie den Darmraum begrenzende Zellenschicht der Chordaanlage biegt jetzt in den Mesoblast um und ist durch eine kleine Einkerbung (*) vom Darmdrüsenblatt (*End*) getrennt. Dieses springt nach unten in Form einer Lippe vor und ist gleichfalls an der Einkerbung (*) mit dem Mesoblast verschmolzen, während es sonst von ihm überall durch einen deutlichen Spalt getrennt ist. Auffällig ist noch an unserer Figur 3, dass nach oben die Chordaanlage von der Medullarplatte nicht scharf abgegrenzt ist, wodurch ein Bild entsteht, welches an Befunde aus der Entwicklung amnioter Wirbelthiere erinnert. Die Erklärung für diese unvollkommene Trennung ergibt sich leicht, wenn ich bemerke, dass wir mit unsern Schnitten schon in die Gegend der dorsalen Blastoporuslippe gelangt sind, in eine Gegend, in welcher Ektoblast und Chordaentoblast in einander umbiegen und also auch die sich aus ihnen bildenden Organe, Nervenrohr und Chorda, in einer kurzen Verbindungsstrecke zusammenhängen. Der Mesoblast ist im hinteren Ende dieser Embryonen gegen früher auffallend verdickt.

Die Schnitte 8—11 rühren von einem Embryo her, dessen Kopfende sich bereits durch eine deutliche Furche vom Rumpfe abzugrenzen beginnt. Im hinteren Drittel dieses Embryo gewinnen wir Bilder von der Chordaanlage, welche der Figur 4 des vorausgegangenen Stadiums entsprechen. In Figur 8 zum Beispiel ist die Anlage des Rückenmarks schon zu einem Rohr umgestaltet, dessen Höhlung noch nach Aussen durch einen engen Spalt communicirt. Unter dem Rückenmark erscheint die Chorda als eine strangförmige Verdickung des Darmdrüsenblattes. Auch finden wir die Chordarinne wieder und die schon früher hervorgehobenen Verhältnisse in der verschiedenen Pigmentirung der Zellen.

Wer jetzt von hier aus die Schnittserie nach dem Kopfende des Embryo zu durchmustert, kann das allmälige Selbständigwerden der Chorda verfolgen und wird hierbei bemerken, wie zwei von links und rechts eindringende Spalten die Chordaanlage von der untersten den Darmraum begrenzenden pigmentirten Zellenlage abschnüren. Der Abschnürungsprozess ist in Figur 9 beendet, welche nach einem Querschnitt etwa durch die Mitte des Embryo gezeichnet ist. Die allseitig abgegrenzte Chorda liegt mit ihrer unteren Fläche einer rinnenförmigen Vertiefung des Darmdrüsenblattes fest auf. Letzteres ist unter ihr ausserordentlich verdünnt und aus ganz abgeflachten pigmentirten Zellen zusammengesetzt.

Mehr im vorderen Bereich des Embryo werden die Entoblastzellen unter der Chorda erst cubisch, dann in der Kopfregion cylindrisch und setzen sich dabei von der unteren Fläche der Chorda durch einen grösseren Spaltraum schärfer ab. (Fig. 10 u. 11).

Die Figur 11 bietet noch einen Befund dar, welchen ich, obwohl er zum Thema dieser Arbeit nicht gehört, doch nicht unerwähnt lassen will. Es handelt sich um die Entwicklung der Ganglien, welche zu beiden Seiten der Anlage des Nervenrohrs zu beobachten sind. Wo auf der Höhe der Medullarwülste Hornblatt und Medullarplatte in einander umbiegen, nehmen die Spinalganglien von der Uebergangsstelle aus ihren Ursprung und erstrecken sich von hier als zwei wohl isolirte Zellenstreifen zwischen den zwei Lamellen der Falte nach abwärts, bis sie mit ihren freien Enden auf die oberen Kanten der Urwirbelplatten stossen. Das Bild ist in mancher Beziehung ein Pendant zu den von His gegebenen Figuren.

Literatur. Bei Durchsicht der Literatur, welche über die Entwicklung der Chorda bei den Anuren handelt, treffen wir auf die einander entgegen stehenden Angaben von Calberla und Götte. Beide Forscher haben schon ähnliche Befunde wie die von mir beschriebenen erhalten, beide aber in sehr unvollständiger Weise, so dass sie auch beide und zwar Götte mehr als Calberla zu keiner richtigen Erklärung gelangt sind.

Gestützt auf eine Reihe von Durchschnitten durch das hintere Ende schon weit entwickelter Embryonen von Rana und Bombinator nimmt Calberla an, dass bei den Anuren ähnlich wie bei Petromyzon das primitive innere Keimblatt sich längs eines Mittelstreifens anders entwickle als zu beiden Seiten. In der Medianebene lässt er es sich zur Chorda umbilden, seitlich dagegen in Mesoblast und sekundären Entoblast trennen. Bei dem sich vollziehenden Differenzirungsprocess lässt er ferner die Chorda sich zuerst von dem zum Mesoblast werdenden Theil des primären Keimblatts loslösen, dagegen noch eine Zeit lang mit dem sekundären Entoblast zusammenhängen. Hierzu gibt Calberla eine ähnliche Abbildung wie unsere Figur 4 und 8 auf Taf. XVII. Die vollständige Isolirung der Chorda soll sich nach Calberla in der Weise vollziehen, dass die Mesoblastzellen sich vermehren und gegen die Stelle vorbuchten, wo die Chordaanlage mit dem sekundären Entoblast zusammenhängt. Durch diesen Vorgang soll der Zusammenhang gelöst werden, und gleichzeitig soll nun der sekundäre Entoblast unter

der Chordaanlage hinwachsen und sie von der Begrenzung des Darmraums ausschliessen. Calberla hat also Recht, wenn er sich die Chorda nicht aus dem Mesoblast entwickeln und wenn er sie eine Zeit lang mit dem Entoblast verbunden sein lässt, aber es ist nicht richtig, wenn er einen primären Entoblast annimmt, der sich beiderseits der Mittellinie in Mesoblast und secundären Entoblast spalten soll, oder wenn er die Chordabildung als Abspaltung bezeichnet, oder wenn er die beiden Hälften des sekundären Entoblasts von der Chorda abgetrennt werden und sie darauf unter ihr zusammenwachsen lässt. Uebersehen hat er die Stellen (*), wo beiderseits der sich entwickelnden Chorda der Zusammenhang der Zellenlagen, welche den Darmraum begrenzen, mit dem Mesoblast stattfindet.

In letzterer Hinsicht hat Götte einige richtigere Beobachtungen gemacht und Bilder veröffentlicht, welche sehr an einige Figuren meiner Arbeit erinnern, aber in seinen Deutungen schlägt er zugleich einen Weg ein, auf welchem ich ihm nicht zu folgen vermag. Bezeichnet er doch die hier in Frage kommenden Befunde, auf welche ich in meiner Darstellung einen grossen Werth gelegt habe, als nur gelegentliche Besonderheiten in der Umgebung der Wirbelsaite, welche einseitig verwerthet, irrthümliche Ansichten hervorrufen könnten.

Von Interesse ist es, in Götte's Arbeit die Beschreibung zu lesen, welche er von zwei Durchschnitten (Fig. 50 u. 51) durch einen Embryo mit breiter Medullarfurche gibt. Da sie mir ein Beweis ist für die Richtigkeit der Beschreibung meiner Figuren 9 und 11 auf Tafel XVI, lasse ich Götte's eigene Worte hier folgen und verweise zum Vergleich auf die angeführten Figuren meiner Arbeit: „Der aus der Mitte des Rumpfes stammende Schnitt zeigt eine völlig gesonderte, wenn auch dem Darmblatt anhängende Wirbelsaite. Dieser Mitteltheil des Darmblattes ist aber auf der einen Seite in geringer Entfernung von der Wirbelsaite durch eine Lücke von dem peripherischen Darmblatttheile völlig getrennt, wobei ein nach unten vorragender Theil der Segmentplatte sich in jene Lücke einkeilt. Auf der anderen Seite erscheint eine solche Trennung gewissermaassen vorbereitet; in anderen ebenso alten oder älteren Embryonen findet sich die erwähnte Lücke auch beiderseits, aber immer in ganz beschränkten Abschnitten des Rumpfes“.

Und wie erklärt nun Götte diese so interessanten und wichtigen Befunde, von denen er noch ausserdem erwähnt, dass sie

auch auf einem früheren Stadium wenigstens andeutungsweise zu sehen gewesen wären? „Da die Segmentplatte“ fährt er in seiner Darstellung fort, „im Uebrigen durch eine klaffende Spalte vom Darmblatt getrennt ist und nur an den bezeichneten Stellen sich in dasselbe einkeilt, so liegt die Vermuthung nahe, dass in der That ihre betreffende stumpfe Kante durch Druck jene Continuitätstrennung des Darmblattes verursachte, indem dieses in Folge seiner festen Verbindung mit der Wirbelsaite in einer gewissen Spannung erhalten wurde, also jenem Drucke nicht ausweichen konnte.“

Ferner beschreibt Götte Bilder, wie meine Fig. 10 (Taf. XVI), in welcher die Chorda sich eben von der unteren dünnen Zellenlage abgeschnürt hat. Er lässt hier die Chorda mit einer unteren Kante in das Darmblatt eingekeilt sein und erklärt solche Befunde ebenfalls wieder durch Druck der Segmentplatten, welche die Zellen des Darmblattes unter der Chorda auseinander ziehen sollen, zuweilen bis zur Bildung eines vollständigen Spaltes unter der Chorda. Alles dieses hält Götte für rein zufällige und abnorme, eigenthümliche Bildungen, welche erst einige Zeit nach der ersten Sonderung der Wirbelsaite beginnen und mit der Entwicklung der Embryonen statt abzunehmen, fortschreiten, um zuletzt wieder zu verschwinden. Mit der eigentlichen Bildung der Wirbelsaite, des mittleren und des unteren Keimblattes sollen sie überhaupt in keinem Zusammenhange stehen.

Wie sehr Götte in seiner vorgefassten Meinung, welche er sich früher über die Entstehung der Chorda gebildet hatte, befangen ist, trotzdem er sich auf einer richtigen Fährte befand, ergibt sich auch noch aus der Art und Weise, wie er sein Endresultat zieht. „Aus den voranstehenden Untersuchungen geht nun meines Erachtens auf das Evidenteste hervor, dass das mittlere Keimblatt der ungeschwänzten Amphibien sich zuerst in continuirlicher Schicht vom Darmblatte sondert, und erst darauf, aber immerhin schon an den noch kugeligen Embryonen, die Chordaanlage durch die Trennung des medianen Theils des mittleren Keimblattes (Axenstrang) von dessen Seitentheilen (Segmentplatten) entsteht“.

Wer dem Gang meiner Untersuchung bisher gefolgt ist, wird sich gewiss überzeugt haben, dass wir es in der von mir beschriebenen Reihe der Erscheinungen nicht mit Abnormitäten, wie Götte will, sondern mit durchaus normalen Befunden zu thun haben, welche auf die Entwicklung der Organe Licht werfen.

Denn man erhält dieselben erstens an jedem mit einer Rückenrinne versehenen Embryo, deren ich viele mikrotomirt habe, und zweitens beobachtet man sie an Embryonen des verschiedensten Alters, wenn man diejenigen Strecken des Körpers untersucht, an welchen die bereits vorn angelegten Organe in die Länge weiter wachsen. Als eine solche Wachsthumszone aber ist laut zahlreicher Beobachtungen aus den verschiedensten Wirbelthierclassen das hintere Ende der Embryonen zu bezeichnen. Ferner schliessen sich die von mir beschriebenen Stadien stets in ganz regelmässiger Folge an einander an, so dass sie sich als Glieder einer Entwicklungsreihe nothwendiger Weise ergeben. Götte hat offenbar die auf Schnittserien eintretenden Veränderuugen nicht Schritt für Schritt verfolgt, sondern nur einzelne Bilder herausgegriffen. Ganz unbegründet aber ist seine Erklärung der von ihm mitgetheilten Befunde, seine Angabe, dass durch Druck der Segmentplatten das Darmdrüsenblatt stellenweise auseinandergerissen werde. Alles in Allem erblicke ich in den Bildern, welche ich in diesem Abschnitte auch von älteren Embryonen beschrieben habe, sowie selbst in manchen Einzelheiten der Darstellung von Götte und Calberla nur eine Bestätigung der Ansichten, welche ich im Resumé des zweiten Kapitels über die Entwicklungsweise der Chorda bei den Anuren gegeben habe.

2. Veränderungen in der Umgebung des Blastoporus.

Wenn sich bei den Froscheiern die Medullar-Wülste erheben, verändert der Blastoporus seine Gestalt, indem die vorher rundliche Oeffnung zu einem schmalen Spalt wird, der mit der Medianebene des Körpers zusammenfällt (Taf. XIV, Fig. 6). Schnitte durch diese Gegend liefern uns jetzt Bilder, die uns auf das deutlichste und viel besser als auf früheren Stadien den Zusammenhang des mittleren mit den beiden primären Keimblättern constatiren lassen.

Die Figuren 12—14 auf Tafel XVI sind dem hinteren Ende von Embryonen entnommen, über deren Chordaentwicklung uns die Figuren 9—11 bereits schon Aufschluss gegeben haben. In der Figur 12 liegen die beiden verdickten Urmundlippen so dicht zusammen, dass ihre Flächen sich zum Theil unmittelbar berühren und nur eine schwarz pigmentirte Linie die Trennung andeutet. Sie bestehen aus zahlreichen kleinen Zellen, welche nach der freien Fläche zu von einer Schicht cylindrischer Zellen, deren pe-

ripheres Ende besonders stark pigmentirt ist, bedeckt werden. Letztere Schicht biegt nach aussen in die Deckschicht des Ektoblasts um, der beiderseits vom Urmund eine Zellenwucherung (*N*) als erste Anlage der Medullarplatte erkennen lässt. Vermittelst der Zellenmasse der Urmundlippe hängt das äussere Keimblatt mit dem mittleren in breiter Ausdehnung zusammen.

Nach dem Darmraum zu ist die innere Fläche der Urmundlippe eine Strecke weit zu beiden Seiten des Spaltes vom Darmdrüsenblatt nicht überzogen. Dieses beginnt erst an der mit einem Sternchen bezeichneten Stelle als eine einfache Schicht heller Zellen und bedingt da, wo es an die Urmundlippe anstösst, einen wohl ausgeprägten lippenartigen Vorsprung, welchen wir zur bequemeren Verständigung im Folgenden als Entoblastlippe (*El*) bezeichnen wollen. Dieselbe ist meist schwarz pigmentirt und lässt uns deutlich erkennen, wie hier die Zellen des Darmblattes unmittelbar in die angrenzende Schicht des Mesoblasts übergehen, während sonst zwischen beiden Keimblättern ein nicht zu übersehender Spalt existirt. Zuweilen dringt noch an der Stelle, wo Urmund- und Entoblastlippe zusammentreffen, eine schwarz pigmentirte Trennungs-Linie in das mittlere Keimblatt hinein, wie auf der rechten Seite unserer Figur 12 zu bemerken ist.

Bei der ausserordentlichen Deutlichkeit, mit welcher sich dem Beobachter die beschriebenen Verhältnisse darbieten, kann es nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass im Umkreis des Blastoporus das mittlere Keimblatt einerseits in das äussere, andererseits in das innere Keimblatt übergeht und zwar beiderseits mit einem lippenartigen Vorsprung. Man stelle sich nun vor, dass durch einen Zug an der Urmund- und an der Entoblastlippe das mittlere Keimblatt in eine parietale und eine viscerale Lage, wie es später geschieht, gespalten und auseinander gezogen würde. Dann würde man jederseits zwei Falten erhalten, eine jede aus 2 Blättern zusammengesetzt, die an dem entsprechenden Lippenrande in einander umbiegen. Die Spalten zwischen ihnen oder die späteren Coelomhöhlen würden sich in der Umgebung des Urmunds in den Darmraum öffnen.

Wenn man nun von hier die Schnittserie kopfwärts weiter verfolgt, so sieht man zunächst den spaltförmigen Blastoporus sich schliessen und durch Vereinigung beider Lippen zwischen Aussen- und Innenfläche des Keims eine mediane ungetheilte Zellenmasse entstehen. Dann sieht man die letztere in eine äussere und eine innere Lage gespalten werden. Die äussere ist der schon

zur Medullarplatte verdickte und mit der Rückenrinne versehene Ektoblast, die innere Lage aber ist der Chordaentoblast. Derselbe nimmt zwischen den zwei auch hier sichtbaren Entoblastfalten, welche in derselben Breite wie früher von einander entfernt sind, an der Begrenzung des Darms Theil. Nur in nächster Nähe des Blastoporus hängt er mit dem Mesoblast continuirlich zusammen und grenzt sich schon in geringer Entfernung von ihm als Chordaanlage in der Weise ab, wie es oben nach Figur 11 (Taf. XVI) beschrieben wurde.

Anders gestalten sich die Verhältnisse nach rückwärts vom Blastoporus. An dem hinteren Ende desselben beobachtet man (Fig. 14), dass zuerst die Zellenlagen nach dem Innenraum des Eies zu verbunden sind, während von aussen noch ein tiefer Spalt zwischen sie eindringt, dass bald auch dieser verschwindet und dass alsdann die mediane Zellenmasse (Fig. 13) vollständig in drei Blätter gesondert wird. Nach hinten vom Blastoporus entwickelt sich also der Mesoblast zum Unterschied vom praeoralen Theil desselben als eine einzige unpaare Anlage und wird nach dem Darme zu von grossen Dotterzellen bedeckt.

Eine Reihe ganz ähnlicher und nicht minder instructiver Befunde gewinnt man bei Untersuchung noch älterer Embryonen, welche ein schon ziemlich geschlossenes Medullarrohr aufweisen und das Kopfende mehr oder minder scharf abgesetzt haben. Der Schnitt durch den spaltförmigen Blastoporus (Taf. XVII, Fig. 1) zeigt uns wieder die doppelte Lippenbildung, welche für das richtige Verständniss der Mesoblastentwicklung beim Frosch von maassgebender Bedeutung ist, auf das schärfste ausgeprägt. Er zeigt uns an der Stelle, wo sich Urmund- und Entoblastlippe (*El*) aneinander legen, den unmittelbaren Uebergang der beiden primären Keimblätter in das mittlere. In geringer Entfernung vom Blastoporus ist der Ektoblast nur aus 2 Zellenaulagen, der Grund- und der Deckschicht gebildet, um sich in seiner unmittelbaren Umgebung durch Wucherung der Grundschicht stark zu verdicken. Dadurch springt die Umrandung des spaltförmigen Blastoporus über die Oberfläche ein wenig in Form zweier Wülste vor, welche die directe Verlängerung der Medullarwülste nach rückwärts sind. Wir können daher sagen, dass bei älteren Embryonen der Blastoporus immer mehr von den sich nach rückwärts ausdehnenden Medullarwülsten umwachsen wird und an das hintere Ende des sich entwickelnden Nervenrohrs zu liegen kommt. Das ergiebt sich

noch deutlicher aus der Untersuchung der nächsten sich nach vorn anschliessenden Schnitte.

In Figur 2 ist durch Verschluss des Blastoporus eine mediane Zellenmasse entstanden, welche nach unten nach dem Darm zu von den beiden vorspringenden Entoblastlippen (*El*) umgrenzt wird. Von aussen dringt eine tiefe Furche in sie ein, welche von den Medullarwülsten umgeben wird; diese sind nur lateralwärts vom Mesoblast durch einen Spalt geschieden, in der Mitte hängen sie noch mit der medianen Zellenmasse zusammen, welche das Material zur Chordabildung liefert.

In der Figur 3 endlich, welche sich unmittelbar an Figur 2 anschliesst und schon früher bei Gelegenheit der Chordabildung besprochen wurde, ist die mit tiefer Furche versehene Anlage des Rückenmarks noch deutlicher abgegrenzt, seitlich durch 2 Spalten vom Hornblatt, nach unten vollständig vom Mesoblast und nur median ist die Abgrenzung von der Chordaanlage eine undeutliche. Letztere beginnt sich jetzt gleichfalls seitlich gegen das mittlere Keimblatt durch 2 Spalten abzusetzen und ist mit ihm nur noch an den Stellen (*), wo die Entoblastlippen (*El*) angrenzen, verbunden.

Die Gegend nach hinten vom Blastoporus ist bei den Embryonen, welche auf dem oben beschriebenen Stadium stehen, dadurch ausgezeichnet, dass sich an ihr der secundäre After entwickelt. Zur Illustration der hier stattfindenden Vorgänge dienen die Figuren 5—7 (Taf. XVII). Die erstere stellt die hintere Verschlussstelle des Blastoporus dar. Die hier noch ungesonderte mediane Zellenmasse ist auf einer grösseren Anzahl weiterer Schnitte in die drei Keimblätter in der Weise, wie es uns die Figur 13 (Taf. XVI) des früher beschriebenen etwas jüngeren Embryo gezeigt hatte, geschieden. Dann folgen Schnitte, von denen einer in Fig. 6 (Taf. XVII) abgebildet ist. Das äussere Keimblatt hat sich nach dem Darmdrüsenblatt zu eingestülpt und ist diesem entgegengewachsen, wobei es die Zellen des Mesoblasts zur Seite geschoben hat. So ist auf der Oberfläche des Embryo ein wenig nach hinten vom Blastoporus ein kleiner Blindsack entstanden, an dessen Grund Ektoblast und Entoblast zusammenstossen, beide durch eine Linie noch scharf von einander geschieden. Der so in 2 Hälften getrennte Mesoblast ist durch scharfe Contouren von den primären Keimblättern abgesetzt. An wenig älteren Embryonen (Taf. XVII, Fig. 7) ist durch Verschmelzung der Epithelblätter und Einreissen des zwischen Aftergrube und Darm gelegenen Zellenblattes eine freie

Communication nach aussen in derselben Weise, wie am Kopf der bleibende Mund entsteht, hergestellt worden.

Wenn wir nun diese secundär gebildete Afteröffnung mit dem von ihr in geringer Entfernung gelegenen Blastoporus vergleichen, so wird uns das von Grund aus verschiedene Verhalten der Keimblätter an den 2 Oeffnungen sofort deutlich. Am After findet ein unmittelbarer Uebergang der beiden primären Keimblätter in einander statt, so dass sie ein einziges eingestülptes Zellenblatt zu bilden scheinen. Ueberall und auch am Umschlagsrand ist der Mesoblast von ihnen durch einen Spaltraum getrennt. Am Blastoporus dagegen ist ein unmittelbarer Uebergang des Ektoblasts und des Entoblasts nicht nur nicht nachweisbar, sondern beide gehen sogar am verdickten Urmundrand in das mittlere Keimblatt über und sind an der Uebergangsstelle von einander durch eine mehr oder minder tiefe Furche abgegrenzt, so dass auf dem Durchschnitt zwei Lippenbildungen, eine Urmund- und eine Entoblastlippe, hervorgerufen werden. Der Urmund ist die einzige Gegend im embryonalen Körper, an welcher die Zellenmasse des Mesoblasts mit beiden primären Keimblättern in Verbindung steht, während sie sonst vom Ektoblast überall scharf gesondert ist und auch mit dem Entoblast nur zu beiden Seiten der Chordaanlage, bis diese zur Chorda umgebildet ist, Beziehung unterhält.

So lehrt uns auch dieser Abschnitt wieder, dass das hintere Körperende älterer Embryonen eine Neubildungszone ist und dass in der Umgebung des Blastoporus, so lange dieser besteht, die drei Keimblätter sich weiter anlegen, in Folge dessen man auch hier über ihre genetischen Beziehungen zu einander Aufschluss gewinnen kann. Der hier gewonnene Aufschluss aber ist gleichfalls wieder zu Gunsten der im ersten und zweiten Kapitel begründeten Ansicht ausgefallen, dass sich das mittlere Keimblatt der Anuren in derselben Weise wie bei den Tritonen durch Einstülpung vom Urmundrand anlegt und durch fortschreitende Einstülpung am hinteren Körperende weiter wächst und dass es in vergleichend embryologischer Beziehung die aufeinander gepressten Zellwandungen zweier seitlicher Divertikel des Urdarms darstellt.

II. Theil. Die meroblastischen Eier.

Wie ich in der Einleitung zum fünften Heft dieser Studien hervorgehoben habe, war es ursprünglich mein Plan gewesen, „im Hinblick auf die Coelomtheorie die Entwicklung des mittleren Keimblattes in der ganzen Reihe der Wirbelthiere zu verfolgen, um auf dem Wege der Vergleichung festen Boden auf einem Gebiete zu gewinnen, welches in der ganzen embryologischen Literatur zu den widerspruchreichsten gehört. Zu dem Zwecke hatte ich mir sowohl von verschiedenen holoblastischen, als auch von meroblastischen Eiern Serien von Entwicklungsstadien zur Untersuchung vorbereitet“. Von diesem Plane nehme ich jetzt Abstand, da ich durch andere Aufgaben für die nächste Zeit in Anspruch genommen bin. Dagegen scheint es mir nicht unzweckmässig zu sein, auch ohne eigene Untersuchungen angestellt zu haben, aus der embryologischen Literatur eine Summe von Beobachtungen zusammen zu stellen und zu besprechen, aus denen mir hervorzugehen scheint, dass ähnliche Verhältnisse wie bei den holoblastischen Eiern sich auch bei den meroblastischen vorfinden.

Das mittlere Keimblatt der Elasmobranchier.

Ueber die Embryonalentwicklung der Elasmobranchier liegen die vortrefflichen Untersuchungen von Balfour[1]) vor, welcher die Bildung des mittleren Keimblattes und der Chorda in folgender Weise beschreibt. Zuerst wird der Keim in Folge der Gastrulaeinstülpung aus zwei Schichten zusammengesetzt, aus einer äusseren oder oberen Schicht, dem Ektoblast, und aus einer inneren oder unteren Schicht, aus welcher durch Sonderung sich der Entoblast und Mesoblast entwickeln sollen. Die Sonderung

---

[1]) Balfour, A monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.

erfolgt zur Zeit, wo die Medullarrinne aufzutreten beginnt (Taf. XIV, Fig. 13). Unter derselben wandeln sich sämmtliche Zellen der unteren Schicht in Entoblast (*Enc*) um, der hier eine einzige Lage cylindrischer Elemente darstellt und unmittelbar an den Ektoblast angrenzt. Zu beiden Seiten davon theilt sich die untere Schicht in zwei Blätter, ein tieferes, den Entoblast (*End*), welcher mit dem in der Mittellinie differenzirten Theil in Zusammenhang bleibt, und in ein höheres Blatt (*Me*), welches sich zwischen das tiefere und den Ektoblast einschiebt und den Mesoblast bildet. Letzteres legt sich somit in Form zweier selbständiger Platten auf jeder Seite der Medullarrinne an und besteht aus mehreren Lagen kleiner polygonaler Elemente, während der Entoblast als eine einfache Schicht theils cylindrischer theils cubischer Zellen unter ihm hinwegzieht. Beide Keimblätter gehen nach hinten in eine gemeinsame Schicht undifferenzirter Zellen über, welche an der Urmundlippe in den Ektoblast umbiegen.

Wie schon von Scott und Osborn[1]) hervorgehoben worden ist, sind in der Entwicklung der Elasmobranchier und Amphibien recht wichtige übereinstimmende Momente gegeben. Als solche bezeichne ich 1. das Vorkommen eines besondern medianen Zellenstreifens (Taf. XIV, Fig. 13 (*Enc*)), der unter der Medullarplatte unmittelbar gelegen die Chorda aus sich entstehen lässt und daher auch bei den Elasmobranchiern Chordaentoblast benannt werden mag; 2. die zu beiden Seiten des letztern stattfindende paarige Anlage des Mesoblasts (*Me*); 3. das Verhalten des Urmundrandes, an welchem der Ektoblast, wie bei den Amphibien, in eine ungesonderte Zellenmasse übergeht. Auf Grund dieser übereinstimmenden Befunde und mancher nicht unwichtiger Einzelheiten, welche noch die Abbildungen Balfour's erkennen lassen, möchte ich die Keimblattbildung in einer etwas anderen Weise, als es vom englischen Embryologen geschieht, gedeutet wissen.

Balfour lässt das innere und mittlere Keimblatt durch Sonderung oder Spaltung aus einer vorher ungesonderten Zellenmasse hervorgehen in ähnlicher Weise wie Calberla solches für die Entwicklung des Frosches angegeben hat. Nach meiner Ansicht aber handelt es sich auch hier um ein Einwachsen der paarigen

---

[1]) W. F. Scott and F. Osborn, On some points in the early development of the common newt. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XIX, 1879, p. 449, 475.

Mesoblastplatten, welches vom Urmund und zu beiden Seiten des Chordaentoblasts aus erfolgt. An dem von mir der Balfour'schen Arbeit entlehnten Querschnittsbild (Taf. XIV, Fig. 13) möchte ich die mit einem Stern bezeichnete Stelle der ebenso bezeichneten Stelle in den Querschnitten der Triton- und der Froscheier (Taf. XVI, Fig. 1—4, 9 u. 11) vergleichen und von ihr aus das Einwachsen erfolgen lassen. Man sieht, wie die Cylinderzellen des Chordaentoblasts (*Enc*) nach diesem Orte zu niedriger werden und in die kleinzellige Masse des Mesoblasts (*Me*) übergehen, und dasselbe gilt für den Darmentoblast (*End*), der lateralwärts hohe cylindrische Elemente enthält, aber medianwärts sich immer mehr abflacht. Es sind also die beiden lateralen Cylinderzellenlagen vom medianen Chordaentoblast durch kleinzellige Massen an zwei Stellen (*) getrennt, von welchen aus das Einwachsen der beiden Mesoblastplatten erfolgt ist. Es wäre wünschenswerth, dass diese Stellen noch einmal einer Untersuchung auf Querschnittserien unterworfen würden, da man dann möglicher Weise hier ähnliche Befunde wie bei den Amphibien machen und so zur Gewissheit erheben könnte, was ich jetzt nur als Vermuthung auszusprechen wage.

Die Entwicklung der Chorda ferner spielt sich nach Balfour in der Weise ab, dass später die beiden Mesoblastplatten (Taf. XIV Fig. 12 *Me*) allseitig auf dem Querschnitt isolirt erscheinen und Chorda- und Darmentoblast zusammen ein Blatt hoher cylindrischer Zellen bilden. Dabei hat sich der Chordaentoblast (*ch*) verdickt und erzeugt, indem er zwei Zellenlagen mächtig wird, einen gegen die Medullarfurche vorspringenden Wulst. Dieser Befund lässt sich dem Stadium der Chordaentwicklung, welches durch unsere Figuren 2 u. 4 auf Taf. XVI und die Figuren 4 und 8 auf Taf. XVII illustrirt wird, an die Seite stellen. Dann grenzt sich der obere Theil des Wulstes vom Entoblast als cylindrischer Chordastrang ab. (Taf. XIV Fig. 14).

Auch in Betreff dieser Angaben glaube ich, dass eine erneute Untersuchung noch Manches zu Tage fördern wird, und dass die Chorda sich nicht durch Abspaltung, sondern ähnlich wie bei Triton durch die Einfaltung des Chordaentoblasts anlegen wird. Darauf deutet mir schon die Bemerkung von Balfour[1]) hin, „er habe auf manchen Schnitten schwache Andeutungen eines ähn-

[1]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. II pag. 47.

lichen Vorgangs beobachtet, wie ihn Calberla von Petromyzon beschrieben habe, wodurch die seitlichen Theile des Entoblasts (Darmentoblast) unter dem axialen Abschnitte (Chordaentoblast) nach innen wachsen und ihn so vollständig als Chorda isoliren".

Das mittlere Keimblatt der Reptilien.

Balfour[1]) und Kupffer[2]) geben in übereinstimmender Weise an, dass bei den Eiern der Reptilien eine Gastrulaeinstülpung stattfindet und dass vom Rande der Einstülpungsöffnung in der ganzen Länge der vorderen Urmundlippe die Entwicklung des Mesoblasts ausgeht. Der letztere entsteht nach Balfour unzweifelhaft als eine paarige Anlage (Taf. XVIII, Fig. 4); auf dem Querschnitte erscheinen zwei seitliche Platten (*Me*), die in der Medianebene, wo die Chorda (*Enc*) wieder als leistenförmige Verdickung des Entoblasts (*End*) beobachtet wird, von einander getrennt sind. Das Pendant dazu sehe ich in den Figuren 4 u. 8 der Tafel XVII, welche mir die Untersuchung der Froschentwicklung geliefert hat.

Bei älteren Embryonen mit Medullarrohr findet sich, wie Balfour angibt, ein Rest des Urmunds als Canalis neurentericus, der von der Medullarfurche in den Darm hineinführt Taf. XVIII, Fig. 2. In der Umgebung des Canalis neurentericus hängen alle Keimblätter untereinander zusammen, wie es dem von älteren Froschembryonen dargestellten Befund (Taf. XVII, Fig. 1) entsprechen würde. Besonders interessant erscheint mir ein von Balfour abgebildeter Schnitt, der gerade von der unteren Mündung des Canalis neurentericus durch den Keim hindurchgeführt ist (Taf. XVIII, Fig. 3). Er zeigt uns den Ektoblast als vollständig isolirte Schicht mit sich entwickelnder Medullarplatte und unter ihr den Chordaentoblast (*Enc*), der zu einer nach unten offenen Rinne zusammen gekrümmt ist. Auf der linken Seite hängt derselbe an der mit einem Stern bezeichneten Stelle mit dem Mesoblast (*Me*) und Darmentoblast (*End*) zusammen, auf der rechten Seite nur

---

[1]) Balfour, on the early development of the Lacertilia, together with some observations on the nature and relations of the primitive streak. Quarterly journal of microscopical science vol XIX. Derselbe, Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. 2.

[2]) C. Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv für Anat. u. Physiologie. Anat. Abth. 1882.

mit dem letzteren, da sich hier der Mesoblast schon zu einer selbständigen Platte abgeschnürt hat. Die linke Seite der Figur erinnert an das von mir beschriebene Bild (Taf. XVI, Fig. 9 u. 11), wo der Mesoblast zur Seite des Chordaentoblasts (*) einwuchert, rechterseits ist dann ein weiterer Entwicklungszustand, ein Pendant zu (Taf. XVII, Fig. 4 u. 8) gegeben.

Ferner finde ich noch darin zwischen den Reptilien und Amphibien eine Uebereinstimmung, dass hinter dem Blastoporus sich der Mesoblast als eine unpaare, ziemlich dicke Lage zwischen den beiden primären Keimblättern ausbreitet. Im Flächenbild wird diese Ausbreitung von Kupffer als eine sichelförmige beschrieben.

Noch mehr aber werde ich in meiner Ansicht, dass bei den Reptilien die Verhältnisse wie bei den Amphibien liegen, durch die soeben von Strahl[1]) veröffentlichten Beiträge zur Entwicklung von Lacerta agilis bestärkt. Dieser Autor hat vollständige Querschnittserien von jüngeren Entwicklungsstadien, als sie Balfour untersucht hat, angefertigt und gibt zahlreiche Abbildungen, welche mich ganz besonders interessirt haben. Wichtig sind mir seine Figuren 26—33, welche einen Embryo mit Primitivstreifen und erster Anlage des Canalis neurentericus entnommen sind, ferner die Figuren 36—39 von einem älteren Embryo, bei welchem die Rückenwülste und die vordere Amnionfalte aufgetreten sind.

Nach Strahl liegt vor dem Canalis neurentericus (Taf. XVIII, Fig. 1[a] und 1[b]) in der Mittellinie die Chordaanlage (*Enc*), welche nach oben vom Ektoblast deutlich abgegrenzt ist, dagegen seitlich in die beiden Mesoblastplatten (*Me*) übergeht. Unter ihr fehlt, wie für alle Schnitte versichert wird, der Entoblast vollständig, während er an den Seiten deutlich unter dem Mesoblast als abgegrenzte Lage (*End*) vorhanden ist.

An Schnitten, die in einiger Entfernung nach vorn vom Canalis neurentericus angefertigt sind, bekommt die Chorda nach den Seiten eine erst schwache, dann deutlichere Abgrenzung von beiden Mesoblastplatten. Gleichzeitig rückt der Entoblast mehr nach der Mittellinie vor, bis er mit seinen Rändern die Ränder der Chorda berührt und zwischen beiden eine Grenze nicht mehr sichtbar ist. So entsteht ein Bild, nach welchem die Chorda nur als eine Verdickung des Entoblasts erscheint, und dieses Bild wird

[1]) Strahl, Beiträge zur Entwickelung von Lacerta agilis. Arch. f. Anatomie u. Physiologie 1882, Anat. Abtheil.

nach vorn immer noch deutlicher, da die beiden Mesoblastplatten in der Mittellinie weiter aus einander rücken.

Auch für ältere Embryonen gibt Strahl an, dass bei ihnen das hintere Ende der Chorda ein aus dem Mesoblast sich herausbildender axialer Strang ist, dass er hier nicht nur nicht ohne Betheiligung des Entoblasts entsteht, sondern auch vorläufig nach unten nicht von demselben überzogen wird, und dass er endlich mit dem nach den Seiten gelegenen Mesoblast ohne Abgrenzung zusammenhängt. Weiter nach vorn findet er die Chorda, indem die beiden Mesoblastplatten aus einander weichen, nunmehr mit den beiden seitlich an sie herantretenden Enden des Entoblasts in Verbindung, so dass sie als eine axiale Verdickung desselben erscheint. Noch weiter nach vorn (Taf. XVIII, Fig. 12) wächst der Entoblast wieder von den beiden Seiten her unter die Chordaanlage herunter, überzieht jetzt ihre untere Seite vollständig und isolirt sie von der Darmhöhle, an deren oberer Begrenzung sie ursprünglich Theil genommen hatte.

Den Bildern, welche Strahl genau beschrieben hat, ohne eine Erklärung derselben zu versuchen, lässt sich dieselbe Deutung wie den bei den Amphibien erhaltenen Befunden in völlig ungezwungener Weise geben, wie ich an den der oben citirten Arbeit entlehnten Figuren kurz durchführen will. In Fig. 1[a] (Taf. XVIII) bildet längs eines Mittelstreifens der Chordaentoblast (*Enc*), der sich am Rand des Canalis neurentericus oder an der dorsalen Urmundlippe in den Ektoblast umschlägt, die Decke des Urdarms. In letzteren ragen zu beiden Seiten der Chordaanlage die von der Untersuchung der Froschembryonen uns schon bekannten Entoblastlippen (*El*) hinein, bis zu deren Rand ein besonderes Darmdrüsenblatt (*End*) zu unterscheiden ist. Sie werden von Strahl als zwei kleine Zellanhäufungen erwähnt. Wo dieselben an den Chordaentoblast angrenzen, erblicken wir die zwei bedeutungsvollen Stellen (*), an welchen parietales und viscerales Mittelblatt (*Me*) fest zu einer Masse aufeinander gepresst zwischen die beiden primären Keimblätter hinein gewachsen sind. So erklärt sich der an der Einwachsungsstelle stattfindende Zusammenhang des Mittelblatts einerseits mit dem Chordaentoblast (*Enc*) andererseits mit dem Darmentoblast (*End*) am Rand der Lippenbildung (*El*).

Figur 1[b], welche vergleichbar ist den Figuren 3 u. 9 (Taf. XVI) aus der Froschentwicklung, zeigt die Entoblastlippen (*El*) nur noch schwach angedeutet.

Auf einem weiteren Entwicklungsstadium löst sich der ein-

gestülpte Mesoblast aus seinem Zusammenhange los; die so freigewordenen Ränder des Entoblasts und Chordaentoblasts nähern sich jetzt und verkleben unter einander. Dann faltet sich die noch etwas flächenartig ausgebreitete Chordaanlage vollständig zu einem runden Strang zusammen (Taf. XVIII, Fig. 12 *ch*), wobei sie vom Darmentoblast (*End*) wieder isolirt und nach unten von ihm allmälig vollständig umwachsen wird.

Für die Richtigkeit der Befunde, welche ich beim Frosch erhalten habe, spricht wohl nichts besser als die Thatsache, dass Strahl, ohne von irgend welchen theoretischen Gesichtspunkten, wie mir scheint, geleitet worden zu sein, die gleiche Folge eigenthümlicher Bilder bei Lacerta agilis gesehen und in objectiver Weise beschrieben hat.

Das mittlere Keimblatt der Vögel.

Dank den vortrefflichen Untersuchungen von Kölliker[1]), Gasser[2]) und Balfour[3]), von Koller[4]), Duval[5]) und Gerlach[6]) sind wir jetzt auch bei Besprechung der Entwicklung des Hühnchens in die Lage gesetzt, eine Reihe wichtiger Momente hervorzuheben, welche auf die Uebereinstimmung mit der Keimblattbildung der bisher besprochenen Wirbelthierclassen hinweisen. Es ist das besondere Verdienst von Kölliker, zuerst mit aller Bestimmtheit für das Hühnchen den Satz ausgesprochen zu haben, dass das mittlere Keimblatt sich nicht von einem der beiden pri-

---

1) Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879.

2) Gasser, Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen. 10 Tafeln. Schriften d. Gesellsch. z. Beförderung d. gesammten Naturw. in Marburg Bd. XI.

3) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie Bd. II. Balfour und F. Deighton, A renewed study of the germinal layers of the chick. Quarterly journal of microscopical science 1882.

4) Koller, Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerkeim. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. XX.

5) Duval, Etude sur la ligne primitive de l'embryon du poulet. Annales des scienc. nat. T. VII.

6) L. Gerlach, Ueber die entodermale Entstehungsweise der Chorda dorsalis. Biologisches Centralblatt Bd. I.

Derselbe, Die Entstehungsweise der Doppelmissbildungen bei den höheren Wirbelthieren. 1882.

mären Keimblätter abspalte, sondern zwischen die letzteren von einem beschränkten Bezirke, nämlich von der Axenplatte oder dem Primitivstreifen aus, hineinwachse. Er stützt diesen Satz mit ganz denselben Befunden, welche auch ich für die Tritonen und Frösche als beweisend hingestellt habe. „Wenn wir uns fragen", bemerkt Kölliker[1]), „ob die seitlichen Theile der ursprünglichen zwei Keimblätter an der Bildung des Mesoblasts betheiligt seien, so ist mit einem entschiedenen Nein zu antworten. Was einmal den Ektoblast anlangt, so trifft man an guten Schnitten wohl erhärteter Keimhäute denselben seitlich vom Primitivstreifen ohne Ausnahme überall vom Mesoblast gut abgegrenzt und zwar auch in Fällen, in denen das mittlere Keimblatt dem äusseren Blatte dicht anliegt. So verhält sich die Sache auch zur Zeit der ersten Bildung des Mesoblasts, und da somit niemals die geringsten Spuren von Zellenwucherungen an der tiefen Seite des Ektoblasts vorhanden sind, so bleibt nichts anderes übrig als anzunehmen, dass der Mesoblast in keinerlei Beziehungen zu den seitlichen Theilen des äusseren Keimblattes steht. Ganz dasselbe gilt nun aber auch von den seitlichen Theilen des Entoblasts. Zur Zeit, wo der Mesoblast in seinen ersten Spuren als Anhang der Axenplatte erscheint, besteht der Entoblast in dieser Gegend aus einer einfachen Schicht abgeplatteter, gegen das mittlere Keimblatt gut abgegrenzter Zellen, an denen von Wucherungen nicht das Geringste wahrzunehmen ist, und genau so verhält sich der Entoblast im übrigen Theile der Area pellucida mit Ausnahme der äussersten Randtheile, wo derselbe allmälig sich verdickt, bevor er in die starke Anschwellung in der Area opaca, die ich oben als Keimwulst beschrieb, übergeht."

Kölliker's Angaben werden bestätigt durch Gerlach und Koller, von welchen der letztere in seinem Resümé bemerkt: „Die Seitentheile des Mesoblasts wachsen vom Primitivstreifen aus zwischen Ektoblast und Entoblast hinein."

Ich stelle mich ganz auf Seite dieser Forscher gegenüber der neuern Angabe von Balfour, dass der Mesoblast zum Theil vom Primitivstreif, zum Theil und zwar in bedeutendem Umfang von einer Differenzirung des primitiven Entoblasts abstamme. Der von Balfour zum Beweis angeführte Schnitt scheint mir aus der Kopfregion der Embryonalanlage zu stammen, wo am Anfang überhaupt nur zwei Keimblätter wie bei den Amphibien an-

---

[1]) Kölliker l. c. pag. 96.

gelegt werden. Ich befinde mich hier dem englischen Forscher gegenüber ebenso im Widerspruch, wie ich in meiner Bearbeitung der Amphibienentwicklung den ähnlichen Angaben von Scott und Osborn, welche unter seiner Leitung gearbeitet haben, entgegen habe treten müssen.

Um dem Leser erst recht verständlich zu machen, warum die von Kölliker, Koller und Gerlach beschriebene Entwicklung des Mesoblasts beim Hühnchen mit dem übereinstimmt, was für die Amphibien nachzuweisen ich mich bemüht habe, muss ich noch bemerken, dass der Bezirk, von welchem aus allein der Mesoblast hervorwächst, dem Blastoporus niederer Wirbelthiere zu vergleichen ist. Es ist schon von vielen Seiten, von Rauber[1]) und Balfour, von Gasser und Braun[2]), und ganz neuerdings wieder in zusammenfassender Darstellung von Gerlach hervorgehoben und mit triftigen Gründen motivirt worden, dass die Primitivrinne der Vögel der Blastoporus niederer Wirbelthiere ist. Derselbe ist hier nur zu einem in der Medianebene gelegenen Spalt ausgezogen und durch Verlöthung der seitlichen Urmundlippen geschlossen. Wenn wir uns die letzteren beim Triton oder Froschei fest verklebt denken, so würde uns ein Querschnitt durch dieselben ein Bild liefern, welches dem Querschnittsbild durch den Primitivstreifen des Hühnchens in hohem Grade ähnlich ist.

Erst auf einem späteren Entwicklungsstadium tritt beim Hühnchen aus uns unbekannten Gründen eine vorübergehende Communication des Darm- und Nervenrohrs in Form des Canalis neurentericus auf.

Demnach gilt auch für das Hühnchen der Satz, den wir schon für andere Wirbelthiere haben aufstellen können, dass der Mesoblast von den (hier verlötheten) Urmundrändern aus zwischen die zwei primären Keimblätter hineinwachse oder sich einstülpe.

Die Uebereinstimmung erstreckt sich ferner noch auf die Genese der Chorda. Während man früher dieselbe allgemein als Mesoblastbildung beschrieb, behaupten jetzt Balfour und Gerlach in übereinstimmender Weise ihren entoblastischen Ursprung. Sie finden, dass nach vorn von der Primitivrinne im Bereich eines schmalen Mittelstreifens der Keim nur aus zwei Blättern besteht,

---

[1]) Rauber, Primitivstreifen und Neurula.

[2]) Braun, Die Entwicklung des Wellenpapageis. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. V.

während er zu beiden Seiten davon dreiblätterig ist. Das untere der zwei Blätter verdickt sich und lässt aus sich die Chorda hervorgehen, entspricht daher dem, was ich in dieser Arbeit als Chordaentoblast bezeichnet habe. Zu beiden Seiten desselben hat sich auch beim Hühnchen der Mesoblast in Form zweier getrennter Platten, also paarig entwickelt[1]).

Ferner macht Balfour noch zwei Angaben, auf welche ich einiges Gewicht lege; erstens lässt er den Chordaentoblast nach rückwärts in den Primitivstreifen continuirlich übergehen, und zweitens bemerkt er, dass sein hinteres Ende seitlich mit den paarigen Platten des Mesoblasts ebensowohl als mit dem seitlichen Entoblast verbunden sei und dass erst vorn die beiden Mesoblastplatten ganz selbständig werden. Erst im vorderen Bereich erscheint die Chorda dann ausschliesslich als eine Verdickung des Entoblasts. Ich brauche wohl kaum hervorzuheben, wie diese verschiedenen Entwicklungszustände der Chorda in genau derselben Weise beim Triton und Frosch wiederkehren, und brauche nur an die von mir gegebenen Querschnitte (Triton Taf. XIV, Fig. 1—6. Frosch Taf. XVII, Fig. 3, 4, 8) zu erinnern.

Wenn wir dies Alles erwägen, so scheint auch beim Hühnchen die Bildung des mittleren Keimblattes vom allgemeinen Schema, welches nach unserer Meinung bei den Wirbelthieren wird nachzuweisen sein, keine Ausnahme zu machen. Indessen bedarf auch hier die Art und Weise, wie zu beiden Seiten des Chordaentoblasts die Zellschichten zusammenhängen, noch einer genauern Untersuchung, welche beim Hühnchen bei der Kleinheit der Elemente und weil die Entoblastzellen so ausserordentlich abgeflacht sind, wohl auf grosse Schwierigkeiten stossen mag.

---

[1]) Unter dem Boden der Medullarrinne, schreibt Gerlach, besteht die Embryonalanlage nur aus zwei Keimblättern, indem der Mesoblast vor dem Primitivstreifen sich nur seitlich von der Medianlinie ausbreitet, diese selbst jedoch frei lässt.

In ähnlicher Weise heisst es bei Balfour, dass der Mesoblast in der Gegend des Embryo in Form von zwei seitlichen Platten entsteht, welche sich vom Entoblast abspalten, und dass die Chorda als medianer Streif gleichzeitig mit dem Mesoblast auftritt, mit welchem sie manchmal anfänglich zusammenhängen kann.

Das mittlere Keimblatt der Säugethiere.

Obwohl die Eier der Säugethiere zum holoblastischen Typus gehören, mögen sie doch an dieser Stelle noch eine kurze Besprechung finden. Es fehlen nämlich hier gleichfalls für meine Ansicht die Anknüpfungspunkte nicht in den Arbeiten so ausgezeichneter Forscher, wie Kölliker[1]), Hensen[2]), Lieberkühn[3]) und Balfour[4])[5]). Auch hier kann ich mich wieder zum Theil der eigenen Worte von Kölliker bedienen. In seiner Festschrift zum Würzburger Jubiläum heisst es: „Der Mesoblast entsteht, wie Hensen und ich angeben und wie auch Lieberkühn annimmt, erst zur Zeit der Bildung des Primitivstreifens, und betone ich noch bestimmter wie früher, dass derselbe einzig und allein aus einer Wucherung des Ektoblasts, der Axenplatte, hervorgeht, ohne Mitbetheiligung des Entoblasts. In Betreff der Zeit der Entstehung des Mesoblasts sind gar keine Zweifel möglich. Alle älteren Areae, die noch keinen Primitivstreifen haben, sind, abgesehen von den nur noch spärlich vorkommenden Rauber'schen Zellen und den Rauber'schen Plättchen, in ihrer ganzen Ausdehnung zweiblätterig. Sowie aber nur die erste Andeutung eines Primitivstreifens auftritt, erscheint eine axiale Wucherung des Ektoblasts, die am hinteren Ende der Area beginnt und von da nach vorn fortschreitet, welche Wucherung in toto als Axenplatte bezeichnet wird. Bei einem gewissen Grade der Entwicklung treibt diese Axenplatte seitliche Ausläufer zwischen Ektoblast und Entoblast hinein, welche die Anfänge des Mesoblasts sind und nach und nach immer breiter werden.“

Also auch bei den Säugethieren wird von den zuverlässigsten Beobachtern eine Abspaltung des Mesoblasts von einem der pri-

---

[1]) Kölliker. a) Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. b) Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift der Julius-Maximilian-Universität, 1882.

[2]) Hensen, Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschrift f. Anatomie und Entwickelungsgeschichte, Bd. 1, 1876.

[3]) Lieberkühn, Ueber die Keimblätter der Säugethiere. Marburg 1879.

[4]) Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie.

[5]) Die wichtige Schrift van Beneden's (Recherches sur l'embryologie des Mammifères. Archives de Biologie. Vol. I. 1880) ist hier nicht mit erwähnt, weil sie frühere Perioden der Embryonalentwicklung behandelt.

mären Keimblätter geleugnet[1]), dagegen ein Hineinwachsen von einer bestimmten Region des Keimes, vom Primitivstreifen aus gelehrt. Da letzterer nun dem Primitivstreifen der Reptilien und Vögel in jeder Beziehung gleicht, so werden wir ihn aus denselben Gründen, die uns schon dort bei der Deutung bestimmt haben, als obliterirten Urmund bezeichnen müssen, wobei wir uns mit Balfour und anderen in Uebereinstimmung befinden.

Hinsichtlich eines wichtigen Punktes gehen noch die Untersuchungen der oben genannten Forscher auseinander. Soll die von mir vorausgesetzte Uebereinstimmung mit den Amphibien eine vollständige sein, so darf im Bereich des Primitivstreifens der Entoblast nicht als ein zusammenhängendes Zellenblatt vorhanden sein, sondern er muss nahe der Medianebene fehlen und hier mit dem Mesoblast verschmelzen. Solches scheint nun auch nach der Darstellung von Lieberkühn und Hensen der Fall zu sein, denn beide geben an, dass im Primitivstreifen alle drei Keimblätter zu einer Zellenmasse verwachsen seien und dass der Entoblast sich sogar an der Entwicklung des mittleren Blattes betheilige. Gegen den letzteren Theil der Annahme spricht sich Kölliker — und wie ich glaube jetzt annehmen zu dürfen — wohl mit Recht aus, aber er neigt sich gleichzeitig, worin ich ihm nicht folgen kann, noch der Ansicht zu, dass eine wirkliche Verwachsung der Axenplatte mit dem Entoblast nicht vorkomme. Auf die Seite von Hensen und Lieberkühn aber kann ich mich in diesem Theil der Frage um so mehr stellen, als Kölliker selbst seine andersartige Ansicht mit einer gewissen Reserve mittheilt, wenn er zu seinen Erörterungen den Satz hinzufügt: „Das einzige, was auf Beziehungen des Entoblasts zur Axenplatte hinzuweisen scheint, sind Vorkommnisse, wie sie einige Querschnitte zeigen, in denen einzelne Entoblastzellen gegen die Axenplatte gerichtete Ausläufer aufweisen, ja selbst mit den Elementen dieser Platte zusammenzuhängen scheinen.“ Mehr aber als eines derartigen Zusammenhanges bedarf es nicht, damit die von mir vertretene Ansicht aufrecht erhalten werden kann.

Die Uebereinstimmung mit der Entwicklung der anderen Wirbelthiere tritt noch in zwei anderen wichtigen Punkten zu Tage, erstens in der Art, wie sich der Mesoblast ausbreitet und zweitens, wie sich die Chorda anlegt. Hinsichtlich des ersten Punktes be-

[1]) Nur Balfour gibt an, wie er es schon für Elasmobranchier Reptilien und Vögel gethan hat, dass ein Theil sich in loco durch Absonderung von Entoblastzellen bilde.

merkt Balfour: „Der Mesoblast, welcher vom Primitivstreif aus nach vorn zu wachsen scheint, soll anfänglich ein continuirliches Blatt zwischen Ektoblast und Entoblast darstellen (Hensen). Die Thatsachen scheinen mir jedoch nicht bestimmt genug hierfür zu sprechen. Jedenfalls aber zerfällt der Mesoblast, sobald die Rückenfurche gebildet ist, ganz wie bei der Eidechse und den Elasmobranchiern in zwei selbständige seitliche Platten, die längs der Medianlinie nicht mit einander zusammenhängen."

Auch Hensen gibt an, dass später der Mesoblast paarig werde, indem er in der Mittellinie fehle, wo das äussere Keimblatt direct an den Entoblast angrenze. Kölliker macht auf eine Verschiedenheit des Mesoblasts im vorderen und hinteren Bereich des Embryo aufmerksam, was in mancher Beziehung zu den Verhältnissen, welche ich bei Amphibien nach vorn und nach hinten vom Blastoporus gefunden habe, passt. Er schreibt: „Angesichts gewisser neuerer Erfahrungen über die Entstehung des Mesoblasts aus paarigen Anlagen betone ich, dass beim Kaninchen Axenplatte und Mesoblast bei ihrem ersten Auftreten eine zusammenhängende Lage darstellen und dass auch der Mesoblast bei seinem Weiterwuchern wenigstens nach der einen hinteren Seite hin eine unpaare Bildung darstellt. Vorn dagegen scheint der Mesoblast etwas anders sich zu verhalten."

Was zweitens die Chorda anbetrifft, so hat zuerst Hensen den Nachweis gebracht, dass sie sich bei den Säugethieren nicht aus dem Mesoblast bildet, sondern als eine mediale Längsfalte des unteren Keimblattes anlegt. Kölliker sucht ihn zu wiederlegen, obwohl er selbst Querschnitte erhalten und sie auch abgebildet hat, welche vollkommen zu den Angaben Hensen's passen; namentlich führt er als Gegengrund an, dass die Medullarplatte und die Chorda hinten schliesslich in eine dicke Axenplatte oder einen Endwulst endeten, während der Entoblast scharf geschieden unter der Axenplatte weiter lief. Er folgert aus dieser Beobachtung, dass wenigstens die einmal angelegte Chorda hinten im mittleren Keimblatt auslaufe und aus demselben das Material zu ihrer Verlängerung nach hinten beziehe. Balfour stellt sich wieder ganz auf den Standpunkt von Hensen. Er beschreibt, dass unter der Medullarplatte die Entoblastzellen cylinderförmig werden, während sie seitlich abgeflacht sind. Dann lässt er den axialen Streifen sich verdicken, wie bei den Reptilien und sich als Chorda von den seitlichen Theilen des Darmdrüsenblattes abschnüren. Diese lässt er alsbald von beiden Seiten nach Innen wachsen und so

wieder zu einer in der Mittellinie zusammenhängenden Schicht werden.

Noch bessere Anknüpfungspunkte gewinnen wir, wenn wir uns, anstatt an die Beschreibungen, an die von Balfour und Kölliker abgebildeten Querschnitte halten, die ich in den Figuren 6—10 auf Taf. XVIII reproducirt habe. In Figur 6 erblicken wir unmittelbar unter der nur wenig gekrümmten Medullarplatte, wie bei Triton, eine einfache Schicht cylindrischer Zellen, die den Darm begrenzt, unseren Chordaentoblast (*Enc*). Zu beiden Seiten desselben tritt der Mesoblast und Darmentoblast (*End*) gleichzeitig auf. Der erstere, zwei bis drei Zellenlagen stark, ist vom Chordaentoblast nicht scharf abzugrenzen und ebenso wenig an der mit einem Stern (*) bezeichneten Stelle vom Darmentoblast, einer einfachen Lage stark abgeplatteter Zellen. Nach Analogie mit Triton können wir den Querschnitt so deuten, dass an der bezeichneten Stelle * einerseits der Chordaentoblast in den parietalen Mesoblast, andererseits der Darmentoblast in den visceralen Mesoblast übergeht oder dass mit anderen Worten von ihr aus die Einwachsung der seitlichen Hälften des mittleren Keimblatts erfolgt ist. Man vergleiche damit meine Abbildungen vom Triton (Taf. XIV, Fig. 1 u. 2), und man wird über die Uebereinstimmung der wesentlichen Verhältnisse überrascht sein.

Zwei etwas weiter vorgerückte Entwicklungsstadien zeigen uns die zwei Figuren 8 u. 7 (Taf. XVIII), welche dem Lehrbuch von Kölliker entnommen sind. In der einen haben sich sowohl die Chordaanlage (*Enc*) als auch der Darmentoblast (*End*) von ihrer Verbindung mit den angrenzenden Schichten des mittleren Keimblattes losgelöst, wie dies in ähnlicher Weise bei Triton (Taf. XIV, Fig. 4) und beim Frosch (Taf. XVI, Fig. 2 u. 4) geschieht. Kölliker bemerkt zu dieser Figur, dass in ihr sogar das chordaähnliche Gebilde sehr deutlich an das mittlere Keimblatt angrenzt und viel bestimmter als ein selbständiger Theil dieses Blattes erscheint. Auch fiel ihm auf, dass unter der vermeintlichen Chorda bei starken Vergrösserungen kein Entoblast wahrzunehmen war. Es blieb daher nur die Möglichkeit, dass derselbe hier entweder wegen grosser Zartheit nicht sichtbar sei oder fehle.

Auf der anderen Figur (7), welche von einem wohl etwas weiter kopfwärts gelegenen Schnitt desselben Embryo herrührt, hat sich der vom Mesoblast abgelöste Chordaentoblast (*Enc*) auf der rechten Seite mit dem Darmentoblast (*End*) verbunden, links da-

gegen (*) ist er von ihm zum Theil noch durch einen Spalt getrennt. Aehnlich verhält sich die Fig. 5 (Taf. XIV) von Triton und die Fig. 1 (Taf. XVI) vom Frosch.

Andere Durchschnitte von Kölliker (Taf. XVIII, Fig. 9) lehren, dass später unter der Chordaanlage die Hälften des Darmentoblasts zusammenwachsen und unter ihr ein so ausserordentlich dünnes Blatt bilden, dass es auf dem Querschnitt nur wie eine Linie erscheint. Diesem Befund ist Fig. 9 auf Taf. XVII vom Frosch vergleichbar.

Zum Schluss dieses Abschnittes möchte ich noch eines Einwandes gedenken, der von Kölliker dagegen, dass der Mesoblast der Säugethiere durch ein Einwachsen epithelialer Lamellen hervorgerufen werde, erhoben worden ist. Nach ihm besteht der Mesoblast beim Kaninchen ursprünglich aus spindel- und sternförmigen anastomosirenden Zellen und besitzt nicht die geringste Aehnlichkeit im Baue mit den epithelialen Blättern des Keimes, dem Ektoblast und dem Entoblast. Es scheint ihm, dass „die epithelialen Zellen des Ektoblasts, indem sie zur Bildung der Axenplatte in der Richtung des Dickendurchmessers der Area wachsen und sich vermehren, nur unvollständig sich theilen und in einer gewissen Verbindung bleiben. Dasselbe gilt von den einmal entstandenen Zellen der Axenplatte bei ihrer weiteren Vermehrung an Zahl, und ebenso gestalten sich die Verhältnisse bei dem Hervorwachsen der Mesoblastplatten aus der Axenplatte, denn auch in diesen hängen alle Zellen untereinander zusammen.“ Kölliker vergleicht in Folge dessen den Mesoblast seinem histologischen Charakter nach mehr mit der einfachen Bindesubstanz, da er als ein Netz spindel- oder sternförmiger Zellen auftrete.

Auch in der letzten Arbeit von Balfour und Deigthon finde ich die Zellen des mittleren Keimblatts der Vögel sehr locker zusammenhängend und häufig mit mehreren spitzen Fortsätzen versehen, wodurch sie eine sternförmige Gestalt gewinnen (Taf. XVIII, Fig. 5).

Ob der von Kölliker erhobene Einwand so schlagend ist, möge man nach Berücksichtigung folgender zwei Punkte entscheiden. Erstens dürfen wir im Mesoblast so regelmässige epitheliale Zellformen wie in den beiden anderen Keimblättern nicht erwarten, da er eine in lebhafter Wucherung und Verschiebung begriffene Schicht ist. Die Zellen theilen sich, wie Kölliker angibt, lebhaft und müssen wohl auch bei der raschen Ausbreitung des Blattes ihren Ort gegeneinander verändern. Ektoblast und Ento-

blast dagegen sind gleichsam in ihrer Entwicklung mehr zur Ruhe gekommene Schichten, was sich ganz naturgemäss auch in einer mehr regelmässigen und gleichartigen Form der Elementartheile äussern wird. Zweitens aber möchten wohl auch die so exquisit sternartigen Formen der Mesoblastzellen und die Lücken zwischen ihnen, wie ich sie besonders in den Figuren Balfour's gezeichnet finde, zum Theil Kunstproducte sein, bedingt durch eine Schrumpfung der protoplasmatischen Zellen, welche leicht bei Einbetten zarter embryonaler Gewebe in warme Paraffinmassen eintritt. Bei Froscheiern, die ich in Paraffin einschloss, habe ich zuweilen ähnliche Schrumpfungen der Zellen beobachtet. —

Doch die weitere Beobachtung wird ja hier entscheiden; mir genügt es einstweilen auf gewisse übereinstimmende Punkte in den verschiedenen Angaben über die Entwicklung der einzelnen Wirbelthierclassen aufmerksam gemacht und so vielleicht den Boden zu einer allmäligen Verständigung vorbereitet zu haben.

Schlussbetrachtungen.

Während im Allgemeinen die Coelomtheorie von vielen Seiten eine günstige Beurtheilung[1]) und freundliche Aufnahme erfahren hat, so ist doch im Besonderen gerade ihre Ausdehnung auf die Wirbelthiere auf mehrfachen Widerspruch gestossen.

His[2]) findet in einer an die Coelomtheorie anknüpfenden Schrift die vorgetragene Lehre recht einladend und sicherlich für den Unterricht sehr bequem, meint aber, dass sie „bei Vertebraten leider weit über alle Grenzpfähle der Beobachtung hinaus auf ein Gebiet führe, auf das er nicht zu folgen vermöge.“ Er hält eine „genaue und durchgreifende Vorgeschichte der Keimblätter überhaupt nur an der Hand von Messungen und bei sehr genauer Berücksichtigung der topographischen Verhältnisse für möglich“.

Kölliker[3]) beurtheilt die in der Coelomtheorie entwickelten Anschauungen im Ganzen sehr günstig und bekennt, dass die Art

[1]) Siehe Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft f. Med. u. Naturw. 1882.

[2]) His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast), Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten. Archiv für Anatomie und Physiologie. 1882. Anat. Abthlg. pag. 98.

[3]) A. Kölliker, Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift etc. 1882. pag. 41.

und Weise, wie wir die Leibeshöhle und den Mesoblast der Wirbelthiere auffassen, viel Bestechendes habe, um so mehr, als auch die Entwicklungsgeschichte der Fische und Amphibien mit mehr oder weniger Bestimmtheit für eine solche Deutung zu sprechen scheine; gleichwohl kommt er auf Grund seiner ausgezeichneten Untersuchung der Keimblätter der Säugethiere und seiner reichen Erfahrung auf dem Gebiet der Wirbelthierentwicklung zu dem Endresultat, dass „von einer Uebertragung der Coelomtheorie auf die höheren Wirbelthiere keine Rede sein könne,“ und dass wir hier „noch nicht in der Lage sind, das Gesetzmässige in der Entwickelung und im Baue der Thiere zu übersehen.“

Gewiss werden alle Embryologen mit Kölliker darin übereinstimmen, dass wir uns in der Keimblattlehre und ganz besonders in der Lehre vom mittleren Keimblatt auf einem sehr schwierigen Gebiete bewegen, auf welchem sich noch die widersprechendsten Ansichten begegnen, aber zugleich werden sie wohl auch zugeben, dass durch die jetzt mehr und besser gehandhabte Methode der Querschnittsserien in den letzten Jahren mehr sichere und übereinstimmende Resultate erzielt worden sind. Wenn ich nun diese letzteren in das Auge fasse, so will es mir scheinen, als ob durch sie doch schon nach vielen Richtungen hin der Boden für die Uebertragung der Coelomtheorie auf die höheren Wirbelthiere vorbereitet worden sei.

Durch die neu vorgenommene Untersuchung der Anuren habe ich selbst wieder eine Reihe von Befunden erhalten, welche sich in jeder Beziehung auf die Triton-Entwicklung haben zurückführen lassen und welche mich in meinen früher vorgetragenen Ideengängen nur wieder aufs neue bestärkt haben. Dann glaube ich jetzt bei Besprechung der neueren hier einschlägigen Arbeiten eine nicht unbeträchtliche Reihe von Beobachtungen zusammengestellt zu haben, welche auf recht wichtige Uebereinstimmungen zwischen den Amphibien einerseits und den Elasmobranchiern, Reptilien, Vögeln und Säugethieren andererseits hinweisen, und ich muss gestehen, dass ich selbst überrascht war, als ich bei einer Durchsicht der Literatur auf so viele Anknüpfungspunkte aufmerksam wurde. Zu denselben rechne ich auch die von Kölliker mit Entschiedenheit vertretene Behauptung, dass sich der Mesoblast von der Primitivrinne aus entwickele, und lege auf diese Aeusserung ein um so grösseres Gewicht, als His in der oben angeführten Schrift Protest erhebt gegen einen Ausspruch von mir, es werde durch die besten neueren Arbeiten über Wirbelthierentwick-

lung bewiesen, dass der Mesoblast von der Primitivrinne bez. vom Blastoporus aus zwischen die Grenzblätter hineinwachse. His behauptet, „ein solches „Hineinwachsen“ sei jedenfalls nur eine sehr partielle Erscheinung und die wirklich exacte, nicht auf blosse Scheineindrücke hin arbeitende Forschung lasse die ältere Abspaltungslehre immer noch in ihrem vollen Rechte bestehen.“

Endlich scheint mir zu Gunsten meiner Theorie in hohem Maasse der Umstand zu sprechen, dass durch sie, was keine andere der bisher aufgestellten Theorieen vermag, zahlreiche sich anscheinend widersprechende Beobachtungen zuverlässiger Forscher zu vereinbaren sind, insofern sie an sich richtig sind, aber da sie sich auf verschiedene Phasen eines Entwicklungsprocesses beziehen, nicht direct mit einander verglichen werden können. Obwohl dies aus den oben von mir gegebenen Einzelbeschreibungen schon hervorgeht, will ich hier doch noch in einer mehr zusammenhängenden und übersichtlichen Weise die einzelnen Punkte namhaft machen, in denen durch die Coelomtheorie eine Sichtung und Klärung in den Literaturangaben herbeigeführt wird.

Drei solcher Punkte bieten sich mir dar:

1) Bald findet sich in der Literatur die Angabe, dass der Mesoblast unpaar entstehe, bald die Angabe, dass er eine paarige Anlage sei. Dieser Widerspruch erklärt sich einfach daraus, dass das mittlere Keimblatt, wenn es zwischen die primären zwei Blätter hineinwächst, mit den Zellen, welche den Urdarm begrenzen, an den Einwachsungsstellen in Zusammenhang bleibt. So sehen wir denn noch geraume Zeit die beiden Mesoblastaussackungen auf das innigste mit einem dorsalen medianen Zellenstreifen verbunden, welcher das Material für die Chorda hergibt. Ein Theil der Forscher rechnet nun den medianen Zellenstreifen zum Mesoblast, weil er von diesem sich beiderseits nicht abgrenzen lässt und mit ihm ja auch eine Schicht bildet. Ein anderer Theil glaubt ihn Entoblast nennen zu müssen, weil er den dorsalen Verschluss des Urdarms vervollständigt und in dieser Beziehung als Ergänzung und als ein Theil der seitlichen Entoblastflächen erscheint. Gegen beide Ansichten lassen sich Gründe geltend machen. Gegen die Bezeichnung Entoblast spricht der Umstand, dass der mittlere Zellenstreifen mit dem angrenzenden Mesoblast eins ist und anfänglich mit dem Darmentoblast nicht zusammenhängt. Gegen die Bezeichnung Mesoblast lässt sich einwenden, dass unter ihm eine besondere, den Darm begrenzende Zellenlage fehlt. Den Nachweis einer solchen versuchen daher auch diejeni-

gen Forscher, welche die Chorda sich aus dem Mesoblast entwickeln lassen. Die Zeit ist aber jetzt nicht mehr fern, wo es ganz allgemein als eine ausgemachte Thatsache angesehen werden wird, dass solange die Chorda noch nicht als Strang abgesondert ist, in der dorsalen Mittellinie die Embryonalanlage stets nur zweiblätterig ist. Hierüber liegen nun doch bereits zahlreiche gleichlautende Angaben vor. Denn Kowalevsky und Hatschek beobachteten es so beim Amphioxus, Calberla[1]), Scott[2]) und ich selbst bei den Cyclostomen, Balfour bei Elasmobranchiern, Scott, Osborn, Bambeke und ich bei Tritonen, Calberla und ich bei Anuren, Balfour und Strahl bei Reptilien, Balfour, Koller, Gerlach bei Vögeln, Balfour, Hensen, Kölliker bei Säugethieren. Wer wollte da noch zweifeln, dass wir es mit einer für alle Wirbelthiere gültigen, gesetzmässigen Erscheinung zu thun haben?

Bei der Benennung der Keimblätter habe ich nun einen Weg eingeschlagen, welcher beiden oben gegenüber gestellten Parteien ihr Recht wiederfahren lässt. Den dorsalen medianen Zellenstreifen nenne ich weder Mesoblast noch Entoblast, da sich gegen beide Namen, wie oben bemerkt, triftige Einwände erheben lassen, und ich glaube zur Klärung der Verhältnisse beigetragen zu haben, indem ich für die den Darmraum umgrenzenden Zellen, da sie keine in sich zusammenhängende, vielmehr eine dorsalwärts an zwei Streifen * unterbrochene Schicht darstellen, die zwei verschiedenen Namen des Chorda- und des Darmentoblasts eingeführt habe. Damit halte ich die Streitfrage für beseitigt, ob der Mesoblast nach vorn vom Blastoporus paarig oder unpaar angelegt werde. Denn dadurch, dass der mediane Zellenstreifen im Namen schon als etwas besonderes charakterisirt wird, ergibt sich von selbst die paarige Beschaffenheit der seitlich von ihm entstehenden Theile. Ferner stimme ich mit der einen Partei darin überein, dass der Chordaentoblast seitlich in den Mesoblast (und zwar in das parietale Blatt) übergeht, mit der anderen darin, dass er den Darmraum unmittelbar begrenzen hilft.

2. Es erscheint zweitens von meinem Standpunkt aus als ein nur scheinbarer Widerspruch, wenn von einigen Forschern das mittlere Keimblatt aus dem Entoblast, von anderen aus dem Ekto-

[1]) Calberla, Zur Entwicklung des Medullarrohrs und der Chorda dorsalis der Teleostier und der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. III.

[2]) Scott, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petromyzonten. Morph. Jahrb. Bd. VII.

blast abgeleitet wird. Das eine beobachten wir ohne jeden Zweifel beim Amphioxus lanceotatus, wo durch Einfaltung des Entoblasts die Mesoblastsäckchen erzeugt werden, das andere beschreiben die meisten Forscher, deren Angaben ich mich anschliesse, für die höheren Wirbelthiere. Hier sehen wir auf späteren Stadien, wie bei den Amphibien vom Urmund, bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren von der Primitivrinne aus Ektoblastzellen in das Innere des Keims hineinwachsen und theils zur Vergrösserung des Chordaentoblasts theils des Mesoblasts beitragen. Den hier vorliegenden Gegensatz nenne ich nur einen scheinbaren, da ich ihn durch folgende einfache Erwägung beseitigen zu können glaube.

Nach der Coelomtheorie entstehen Entoblast und Mesoblast in gleicher Weise durch Einfaltung einer Membran, die ursprünglich eine Kugeloberfläche begrenzte (Blastula). Der oben hervorgehobene Gegensatz wird dadurch hervorgerufen, dass in dem einen Falle Entoblast und Mesoblast sich nach einander, in dem anderen sich mehr gleichzeitig anlegen. Beim Amphioxus ist die Gastrulabildung beendet, ehe durch neue Einfaltung des Entoblasts die Binnenfläche eine complicirtere Beschaffenheit gewinnt; daher erhält ein jeder Beobachter den unzweifelhaften Eindruck, dass sich der Mesoblast aus dem Entoblast entwickelt. Bei den höheren Wirbelthieren dagegen entstehen die seitlichen Mesoblastmassen schon zu einer Zeit, wo die Gastrulaeinstülpung selbst noch nicht zum Abschluss gelangt ist; sie stammen so ganz naturgemäss und selbstverständlich wie der Entoblast auch von Zellen ab, die am Blastoporus oder an der Primitivrinne von der Oberfläche in das Innere des Keims hineingewachsen sind. Daher reden die meisten Forscher in diesem Falle von einer Genese des Mesoblasts aus dem Ektoblast. Das Endresultat ist hier wie dort das gleiche, so dass von einem wirklichen Gegensatz in der Entwicklung bei dieser Betrachtung der Verhältnisse wohl nicht gesprochen werden kann; auf diese wie auf jene Weise wird der Keim in seinem Innern in complicirtere Räume abgetheilt, wodurch er eine bedeutende Oberflächenvergrösserung erfährt.

3. Drittens wird nach meiner Darstellung eine Vereinbarung zwischen den verschiedenen Ansichten über die Genese der Chorda herbeigeführt. Wenn hier die Chorda vom Mesoblast, dort vom Entoblast abgeleitet wird, so hat diese verschiedene Auffassungsweise zwei Ursachen; einmal beruht sie auf der entgegengesetzten Deutung des Mittelstreifens, worüber schon im ersten Absatz gesprochen wurde, und zweitens ist sie darauf zurückzuführen, dass

die einzelnen Forscher, je nachdem sie dieses oder jenes Stadium der Chordaentwicklung beobachtet und für besonders beweisend gehalten haben, in ihrem Urtheil bestimmt worden sind. Wer das erste Stadium im Auge hat, wo der Mittelstreifen beiderseits unmittelbar in den Mesoblast übergeht (Taf. XVII, Fig. 2 u. 3), wird geneigt sein von letzterem die Chorda abzuleiten. Wer aber auf das spätere Stadium den Schwerpunkt verlegt, wo der Chordaentoblast nach seiner Ablösung vom Mesoblast als ein verdickter Zellenstreifen des Darmdrüsenblattes (Taf. XVII, Fig. 4) ganz offenbar erscheint, wird mit Entschiedenheit den entoblastischen Ursprung behaupten. In keiner von diesen beiden Ansichten wird eben der Sachverhalt in einer erschöpfenden Weise klargestellt, denn das Zellenmaterial, aus welchem sich die Chorda anlegt, ist streng genommen weder zum Mesoblast noch zum Entoblast zu rechnen, es nimmt wegen der eigenthümlichen Beziehungen, die es zum Mesoblast und zum Darmentoblast zeigt, eine besondere Stellung ein und muss daher durch einen besonderen Namen in seiner Eigenart unterschieden werden.

Wenn somit durch die von mir gegebene Darstellung zahlreiche anscheinend widersprechende Angaben zuverlässiger Forscher vereinbart werden können, so glaube ich, dass schon dieser Umstand in hohem Maasse zu Gunsten meiner Theorie spricht. Doch wir wollen auch noch nach anderer Richtung auf die Prüfung derselben eingehen, indem wir gleich die cardinale Frage aufwerfen, mit welchem Rechte auf Grund meiner Beobachtungen die Bildung des Mesoblasts als Einfaltungsprocess betrachtet werden kann. Um über diese Frage ein Urtheil fällen zu können, ist es vor allen Dingen nothwendig, dass man sich über die Grundlagen der zu beurtheilenden Theorie zuvor einigt. Als Grundlagen derselben aber betrachte ich folgende, wie mir scheint, durch zahlreiche Beobachtungen bei den verschiedensten Wirbelthieren sicher gestellte Verhältnisse:

1) Der Keim ist bei allen Wirbelthieren, bevor die Chorda gebildet ist, im Bereich eines vor dem Blastoporus und der Primitivrinne gelegenen Mittelstreifens zweiblätterig. Er setzt sich hier zusammen aus dem Ektoblast (Medullarplatte) und aus dem Chordaentoblast, welcher an der Begrenzung des Darmraums Theil nimmt.

2) Zu beiden Seiten dieses Mittelstreifens wird der Keim dreiblätterig, wenn wir den Mesoblast als ein einfaches Blatt aufführen, er wird vierblätterig, wenn wir den Mesoblast aus einer

parietalen und aus einer visceralen Zellenlage bestehen lassen, welche anfänglich fest aufeinander gepresst sind und erst später mit dem Auftreten des Coeloms in thatsächlicher Trennung erscheinen.

3) Bei keinem der Wirbelthiere entsteht der Mesoblast durch Abspaltung sei es vom äusseren sei es vom inneren Grenzblatt, da er von beiden mit Ausnahme eines sehr beschränkten Keimbezirkes überall durch einen Spaltraum scharf abgegrenzt wird.

4) Ein Zusammenhang des Mesoblasts mit angrenzenden Zellenschichten findet nur Statt 1) am Blastoporus oder an der Primitivrinne, wo alle drei Keimblätter untereinander verbunden sind und 2) zu beiden Seiten des Chordaentoblasts. Ich habe gezeigt, wie hier nicht allein bei den Amphibien, sondern in gleicher Weise auch bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren der Mesoblast weder vom Chordaentoblast, noch vom Darmentoblast zu trennen ist.

5) Die erste Anlage des Mesoblasts beobachtet man an den eben genannten Keimbezirken und sieht sie von hier aus (also von der Umrandung des Blastoporus oder von der Primitivrinne und von beiden Seiten des Chordaentoblasts) sich nach vorn, nach hinten und ventral- oder seitwärts ausbreiten. Nach vorn vom Blastoporus erscheint der Mesoblast als eine paarige durch den Chordaentoblast getrennte Anlage, nach rückwärts vom Blastoporus ist er unpaar.

6) Wenn erwiesener Maassen der Mesoblast von keinem der Grenzblätter durch eine in loco stattfindende Abspaltung entsteht, so kann seine von einem bestimmten Keimbezirk allmälig erfolgende Ausbreitung nur auf einem Einwachsen von Zellen beruhen, welches von den Stellen aus geschieht, an denen ein Zusammenhang mit anderen Zellschichten nachgewiesen ist. Das Hauptmaterial zu seinem Wachsthum bezieht der Mesoblast von Zellen, welche am Blastoporus oder an der Primitivrinne von aussen in das Innere des Keimes einwandern. Es dauert hier der bei der Gastrulation beginnende Process der Einstülpung oberflächlich gelegener Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien noch fort.

7) Währenddem sich die Chorda entwickelt, lösen sich die beiden paarigen Mesoblastanlagen an den Stellen, an denen ihr Einwachsen erfolgt ist, von den angrenzenden Zellenschichten ab, und gleichzeitig wachsen unter der Chorda die beiden Hälften des Darmentoblasts zusammen, wodurch der Darm seinen dorsalen

Abschluss erhält. Dieser letztere Process kann dadurch eine Modification erfahren, dass, wie es bei den Anuren beobachtet wird, eine Zellenlamelle des Chordaentoblasts sich am dorsalen Verschluss des Darms betheiligt, indem sie mit den angrenzenden Rändern des paarigen Darmentoblasts verwächst und von dem sich abschnürenden Chordastrang isolirt wird.

Für jeden der sieben hier aufgeführten Punkte lassen sich aus der neuesten Wirbelthier-Literatur Beobachtungen vortrefflicher Embryologen anführen, und zwar Beobachtungen aus der Entwicklung der Amphibien, der Reptilien, der Vögel und der Säugethiere.

Es handelt sich daher jetzt nur noch um den einen Punkt, ob wir ein Recht haben, das Einwachsen des Mesoblasts als einen Einfaltungsprocess epithelialer Lamellen zu deuten. Ein solches glaube ich aus fünf verschiedenen Gründen für mich in Anspruch nehmen zu dürfen.

1) Es wächst der Mesoblast als eine zusammenhängende Masse aus anerkannter Maassen epithelialen Lamellen hervor.

2) Bei allen Wirbelthieren tritt im Mesoblast frühzeitig ein Spaltraum auf, der von epithelial angeordneten, oft cubischen oder cylindrischen Zellen umgeben wird. Parietaler und visceraler Mesoblast sind, wie in besonders frappanter Weise bei den Elasmobranchiern schon auf einem sehr frühen Entwicklungstadium zu sehen ist[1]), epitheliale Lamellen.

3) Von diesen epithelialen Lamellen stammen beim Erwachsenen ächte Epithelmembranen ab, wie das peritoneale Flimmerepithel mancher Wirbelthiere, und Drüsen, die in jedem Punkte den aus Epithelmembranen entstehenden Drüsen gleichen (Nieren, Hoden, Eierstock).

4) Alle diese Erwägungen gewinnen noch eine viel grössere Bedeutung, wenn wir die analogen Entwicklungsvorgänge beim Amphioxus berücksichtigen. Nach den entscheidenden Beobachtungen von Kowalevsky[2]) und Hatschek[3]) bildet sich bei

---

[1]) Vergl. Balfour, A monograph on the development of elasmobranch fishes (Taf. X, Fig. 1 u. 4).

[2]) Kowalevsky, A., Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XIII. 1877.

[3]) Hatschek; Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem zool. Institut zu Wien. Bd. IV.

diesem niedersten Vertebraten, der Mesoblast, welcher dieselben Organe (Urwirbel, Musculatur etc.), wie bei anderen Wirbelthieren liefert, durch Einfaltung einer Epithellamelle, und es communicirt eine Zeitlang der Hohlraum (Coelom) des Mesoblasts mit dem Gastrularaum.

5. Der Einwand, dass der Mesoblast der Wirbelthiere als eine einzige Zellenmasse angelegt werde und somit nicht zwei Epithelblättern gleichwerthig sein könne, verliert sein Gewicht für jeden, der die zahlreichen anderweitig vorkommenden, analogen Entwicklungserscheinungen kennt. — Ich erinnere daran, wie bei den Chaetognathen die seitlichen Mesoblastmassen, die bei ihrer Entstehung eine Höhlung besassen, sie vorübergehend verlieren und vollkommen solid werden, bis später wieder in ihnen die Höhlung hervortritt, — ich erinnere an die solide Anlage des Nervenrohres der Knochenfische, vieler Sinnesorgane, der meisten Drüsenschläuche oder allgemeiner gesagt, an die solide Anlage epithelialer Organe, welche sich durch Ausstülpung von Epithellamellen entwickeln und erst später, wenn sie in Function treten, eine Höhlung durch Auseinanderweichen der Zellen gewinnen.

Aus diesen fünf Gründen halte ich das Einwachsen des Mesoblasts für einen Einfaltungsprocess. Vielleicht ist es mir gelungen, auch von meinen Lesern wenigstens einen Theil davon überzeugt zu haben, dass die Ausdehnung der Coelomtheorie auf die Vertebraten wohl möglich ist und dass wir uns dabei „nicht über alle Grenzpfähle der Beobachtung hinaus auf ein Gebiet begeben," auf welches ein das Für und Wider ohne Vorurtheil prüfender Forscher nicht auch zu folgen vermöchte. Gerade bei den Wirbelthieren liegt ein überaus reiches, über alle Klassen sich erstreckendes Beobachtungsmaterial vor, welches nur gesichtet zu werden braucht, um eine Reihe gesetzmässiger Erscheinungen erkennen zu lassen. Aus der Natur dieses gesichteten Materiales, das mir zahlreiche und wichtige Anknüpfungspunkte geboten hat, rechtfertigt sich von selbst die Ausdehnung der Coelomtheorie auf die Wirbelthiere. Weit entfernt, dass diese Theorie eine willkürliche Conception sei, ist sie der Ausdruck für eine Thatsachenreihe und stützt sich auf Gründe, die unter sich zusammenhängen und sich ergänzen und mit denen man sich gegnerischerseits wird abzufinden haben.

Um mich nicht Missverständnissen auszusetzen, habe ich jetzt noch einen wichtigen Punkt zu berühren. Wenn ich nämlich den Mesoblast durch Einfaltung einer Epithelmembran bei den Wirbel-

thieren entstehen lasse, so halte ich nach wie vor an der bereits in der Coelomtheorie geäusserten Ansicht fest, dass man unter dem Worte „mittleres Keimblatt" bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst hat, dass es ausser dem einen epithelialen durch Einfaltung gebildeten Theil noch einen zweiten Theil gibt, für welchen mein Bruder und ich den Namen Mesenchym eingeführt haben. Auf die Entwicklung des Mesenchyms bei den Wirbelthieren habe ich weder früher noch auch jetzt meine Untersuchung ausgedehnt. Der Schluss, dass ein zweiter Bestandtheil des sogenannten mittleren Keimblattes der Autoren noch neben dem eingestülpten epithelialen Theile unterschieden werden müsse, basirt auf einer Vorstellungsreihe, welche sich aus dem Studium der Histologie und Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen, der Coelenteraten, Würmer, Echinodermen, Mollusken etc. bei mir herausgebildet hat. Das zwischen den epithelialen Blättern dieser Thiere gelegene Mesenchym nämlich entspricht in histologischer und physiologischer Hinsicht der Bindesubstanzgruppe der Vertebraten.

Auf diesen in unserer Coelomtheorie bei Besprechung der Vertebraten kaum berührten Punkt jetzt noch ausführlicher einzugehen, sehe ich mich um so mehr veranlasst, als His in der schon oben erwähnten Schrift „Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast)" an ihn angeknüpft hat. His[1]) findet, dass wir uns mit ihm in einer ganzen Reihe von Gesichtspunkten begegnen, vor Allem in dem Grundsatze, dass man „unter dem Worte mittleres Keimblatt bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst hat, und dass es jetzt nothwendig ist, an Stelle der alten unbestimmten zwei neue schärfere Begriffe einzuführen;" und er fährt fort: „Es ist dieses Zusammentreffen um so bemerkenswerther, als die Gebrüder Hertwig völlig unabhängig von mir auf ihre Gedankenentwicklung gelangt sind, da sie (aus welchem Grunde ist mir nicht ersichtlich) von all meinen seit dem Jahr 1865 erschienenen entwickelungsgeschichtlichen Monographien keinerlei Kenntniss genommen haben. Auch sind unsere Ausgangspunkte, sowohl die empirischen als die theoretischen völlig verschiedene gewesen. Während ich von den Untersuchungen über ein höher

---

[1]) W. His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwickelungsgeschichtlicher Arbeiten. Archiv f. anat. und physiol.-anatom. Abh. 1882, pag. 89.

stehendes Wirbelthier ausgegangen war, haben sie sich ihren Unterbau bei den Coelenteraten geholt; während ich mich durch Gesichtspunkte histologischer und physiologischer Natur leiten liess, sind sie Anhänger einer exclusiv morphologischen Richtung."

Darauf sucht His nachzuweisen, dass unsere Eintheilung in Mesenchym- und Epithelialgewebe seiner älteren Eintheilung in parablastische und archiblastische Gewebe entspricht.

Indem ich jetzt die His'sche Schrift zur Grundlage der weiteren Erörterung wähle, wird meine Aufgabe eine doppelte sein: erstens zu zeigen, inwieweit die ursprüngliche Parablasttheorie[1]) von His und unsere Mesenchymtheorie einander gleichen, und zweitens die Stellung anzudeuten, welche ich in der Frage nach der Entwicklung des Mesenchyms der Wirbelthiere einnehme.

Bei Besprechung des ersten Theiles meiner Aufgabe muss ich gleich von vornherein hervorheben, dass die von His betonte Uebereinstimmung eine sehr bedingte und zum Theil äusserliche ist. Dieselbe besteht darin, dass wir zwei Kategorien von Geweben aufstellen und zwischen denselben einen Gegensatz annehmen, der sich aus einer verschiedenen Entwicklungsweise, also genetisch, erklären soll. Dagegen gehen wir in unsern Ansichten in jeder Beziehung aus einander, sowie es sich um die nähere Ausführung des eben angedeuteten allgemeinen Gesichtspunktes handelt. Die zwei von His und uns aufgestellten Kategorien enthalten verschiedene Gewebe, unsere genetischen Erklärungsprincipien haben auch nicht das geringste mit einander gemein; in den sich anschliessenden allgemeinen Fragen über das Wesen der histologischen Differenzirung und über die Art, wie zwischen histologischer und embryonaler Entwickelung eine gesetzliche Beziehung vorhanden ist, nehmen wir einen verschiedenen Standpunkt ein; endlich sind auch in äusserlicher Beziehung die Mesenchym- und die Parablasttheorie verschieden, insofern diese sich allein auf die Wirbelthiere bezieht, jene für das ganze Thierreich ein gesetzmässiges Verhältniss festzustellen sucht, und insofern, wie His selbst hervorhebt, sowohl unsere empirischen als theoretischen Ausgangspunkte völlig andere gewesen sind.

Wenn wir nach dieser Vorbemerkung das Einzelne näher vergleichend prüfen, so rechnet His zu seinem Parablast sämmt-

---

[1]) His, Untersuchungen über die erste Entwicklung des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.

Derselbe, Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. 1874.

liche Bindesubstanzen, das Blut und das Endothel der Gefässe, während wir ausser den genannten Geweben auch Muskelfaserzellen und Nervengewebe aus dem Mesenchym entstehen lassen und selbst die Möglichkeit noch anderer histologischer Erzeugnisse nicht ausschliessen. Demgemäss decken sich auch die Begriffe archiblastisches und epitheliales Gewebe nicht.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht lehrt die Theorie von His, dass der Körper der Wirbelthiere aus zwei ihrem ganzen Wesen nach grundverschiedenen Anlagen, aus einem Hauptkeim und aus einem Nebenkeim hervorgeht. Als Hauptkeim oder Archiblast bezeichnet er die aus dem Furchungsprocess entstehenden Zellen, welche in der Keimscheibe enthalten sind. „Aus ihm entwickelt sich das gesammte Nervengewebe, das Gewebe der quergestreiften und der glatten Muskeln, sowie dasjenige der echten Epithelien und der Drüsen.“ Als Nebenkeim oder Parablast wird der weisse Dotter aufgeführt und als eine Quelle erwähnt, die man bis dahin gar nicht zum Keime gezählt habe. Nach der Theorie von His, welche auch in späteren Schriften noch aufrecht erhalten wird, soll sich der weisse Dotter aus Granulosazellen bilden, welche massenhaft in das primordiale Ei eindringen und indem sie eine Reihe eigenthümlicher Metamorphosen durchmachen, zu den weissen Dotterzellen und den gelben Kugeln werden. Die Granulosazellen aber sollen wieder mit grösster Wahrscheinlichkeit bindegewebiger Abstammung sein, wie sie denn auch nach ihrer Einwanderung in's Ei nur wieder Bindegewebe und Blut zu erzeugen vermögen. Hauptkeim und Nebenkeim sollen in einem fundamentalen Gegensatz zu einander von Anfang bis zu Ende stehen; nur der erstere soll den Einfluss der Befruchtung erfahren, während der letztere als „eine rein mütterliche Mitgift“ erscheint. Von aussen her sollen während der Entwicklung die parablastischen Gewebe (Blut und Bindegewebe) allmälig in die zwischen den archiblastischen Theilen sichtbar werdenden Lücken einwandern und sie ausfüllen.

Mit äusserster Consequenz seine Anschauungen fortspinnend, schliesst denn His das Kapitel „über die embryonalen Keime und ihre Verwendung“ mit den für die Parablasttheorie charakteristischen Sätzen (p. 42):

„Sind nun aber die beiden in ihrer Entwickelung so differenten Keime zu irgend einer Zeit derselben Quelle entsprungen? Ich habe oben gezeigt, dass mit grösster Wahrscheinlichkeit die Zellen der Granulosa nichts Anderes sind, als die innerste Schicht von

Bindegewebszellen, welche die aus Spindelgewebe gebildete Follikelwand überschritten haben. Aus den Granulosazellen geht nun aber der gesammte Nebendotter, also auch der Nebenkeim hervor. Wir hätten sonach in der That zwei Gewebsfamilien, von welchen jede seit der Zeit der ersten Entstehung in geschlossener Reihenfolge sich fortgepflanzt hat, jeweilen mit der anderen Familie zu gemeinsamem Bau sich vereinigend, niemals aber dem Charakter untreu werdend, den sie einmal erhalten. Es ist dies, wie man sieht, eine Complication auf einem Gebiete, auf welchem die neueren Arbeiten über die Entstehung organischen Lebens sie am wenigsten hätte erwarten lassen. Nicht jede Zelle kann zu Allem werden, sondern der Einen ist dieser, der Andern ein anderer Kreis von Entwickelungsmöglichkeiten erschlossen."

Zu der hier kurz skizzirten Gedankenentwicklung von His hat unsere Coelomtheorie so wenig Anknüpfungspunkte, dass sie sogar eher in einem Gegensatz zu derselben steht. Abgesehen davon, dass wir nicht im unbefruchteten Ei zwei fundamental verschiedene Keime annehmen, leugnen wir sogar für die eigentliche Entwicklungsperiode das Vorhandensein eines Archiblasts und eines Parablasts; wir lassen nichts dem eigentlichen Keim fremdartiges von aussen her zwischen die Theile des embryonalen Körpers hineinwachsen, bei uns stammen alle Gewebe aus den von der Eizelle herrührenden Furchungszellen ab und entwickeln sich aus ihnen durch morphologische und histologische Differenzirung. Während His einen aus den Furchungszellen zusammengesetzten Keim als Bildner seiner archiblastischen Gewebe und den weissen Dotter (einen Abkömmling des mütterlichen Bindegewebes) als Quelle für Blut und Bindesubstanz unterscheidet, nehmen wir eine Eintheilung der Embryonalzellen vor nach der verschiedenen Anordnung und Lagerungsweise, welche sie während der Entwicklung eingehen.

Die meisten Zellen nehmen eine epitheliale Anordnung ein, d. h. durch eine verschwindende Menge von Kittsubstanz verbunden und dicht zusammengefügt bilden sie regelmässige Epithellamellen, die sogenannten Keimblätter, welche durch Faltungsprocesse, die an ihnen stattfinden, die Grundlage für die mannigfaltigsten Thierformen abgeben. Andere Embryonalzellen treten zu den Keimblättern in einen gewissen Gegensatz, indem sie aus dem epithelialen Verbande ausscheiden und in eine zwischen den Keimblättern secernirte Substanz gerathen, in welcher sie zerstreut als Ernährungs- und Bildungscentren derselben lagern.

Die ausgewanderten embryonalen Zellen nennen wir die Mesenchymkeime und wir lassen sie ein zwischen die epithelialen Begrenzungslamellen eingeschlossenes, in selbständiger Weise fortwachsendes Gewebe, das Mesenchym, bilden.

Beide Anlagen sind nach unserer Theorie der verschiedenartigsten histologischen Differenzirung fähig. Darin ist wieder zwischen His und uns ein bedeutsamer Unterschied gegeben, welcher sich vielleicht in kürzester Weise so definiren lässt, dass unser Mesenchym mehr ein topographisch-entwicklungsgeschichtlicher, der Parablast von His mehr ein histologisch-entwicklungsgeschichtlicher Begriff ist. Nach unserer Ansicht können die Mesenchymzellen nicht nur wieder eine epitheliale Anordnung später eingehen, um neugebildete Hohl- und Spalträume im Mesenchym zu überziehen (Endothel der Gefässe, Gelenkhöhlen, Lymphspalten etc.), sondern sie können auch zu Muskelfaserzellen (Herz, Gefässwände) Nervengewebe etc. werden. Nach His dagegen soll aus dem Parablast seinem inneren Wesen nach schlechtweg nichts anderes, als ein bestimmter histologischer Formenkreis, als Bindegewebe, Endothel und Blut entstehen können; einen anderen Formenkreis erzeugt der Archiblast.

Schliesslich gehen His und wir auch in unserem Erklärungsversuch des mittleren Keimblattes aus einander, obschon wir darin übereinstimmen, dass wir in genetischer Hinsicht zwei Bestandtheile desselben annehmen. Denn His lässt den archiblastischen Theil (Chorda, quergestreifte und glatte Muskulatur, Nervengewebe, Epithel des Urogenitalsystems etc.) sich in loco theils vom äusseren, theils vom inneren Keimblatt abspalten und dazwischen den Parablast als etwas Fremdes von aussen hineinwachsen; wir leiten beide Theile des „mittleren Keimblattes" aus den beiden primären Blättern nur in verschiedener Weise ab, den einen durch Einfaltung der epithelialen Lamellen, den anderen durch Auswanderung oder um eine ältere embryologische Bezeichnung zu gebrauchen, durch Abspaltung von Zellen. Wenn man in der Parablasttheorie den Satz verwirft, dass der Parablast etwas dem Keim fremdartiges sei, und dafür annimmt, dass er auch aus dem Entoblast angelegt wird, so kann ich, wenn ich mich auf den His'schen Standpunkt stelle, überhaupt nicht mehr einen genetischen Unterschied zwischen dem parablastischen und archiblastischen Theil des „mittleren Keimblattes" erkennen; denn bei einer derartigen Annahme würden ja Chorda, Muskulatur etc., Bindegewebe und Blut durch

Abspaltung von einem der beiden Grenzblätter, also vermöge eines gleichartigen Vorganges, gebildet werden.

Nachdem wir so die Parablast- und die Mesenchymtheorie mit einander verglichen haben, kann ich auf die von His aufgeworfene Frage, warum seine seit 1865 erschienenen entwicklungsgeschichtlichen Monographieen, welche uns nicht unbekannt waren, in unserer Schrift unerwähnt geblieben sind, Antwort geben. In unserer Schrift, welche alle einzelnen Thierstämme behandelt, sind in dem sehr umfangreich gewordenen Literaturverzeichniss theils nur solche Arbeiten aufgeführt, welche uns Beobachtungs- und Beweismaterial für die von uns ausgesprochenen Ansichten geliefert haben, theils Arbeiten, in welchen wir auf den unsrigen ähnliche Anschauungen gestossen sind. Bei der Parablasttheorie vermissten wir eine Uebereinstimmung. Dagegen wurde das His'sche Programm über die Häute und die Schrift über unsere Körperform citirt, weil wir in zustimmender Weise auf hier ausgesprochene Gedanken Bezug genommen haben. Auch in dieser Untersuchung würde ich nicht die Differenzpunkte zwischen der Auffassung von His und von uns herausgekehrt haben, wenn ich nicht durch die kritische Besprechung in der Schrift: „Die Lehre vom Bindesubstanzkeim" dazu veranlasst worden wäre, auch würde ich es insofern unterlassen haben, als aus den letzten Arbeiten von His nicht klar zu ersehen ist, in wie weit er selbst noch an seiner ursprünglichen Parablasttheorie augenblicklich festhält.

So erklärt His[1]) in seiner 1876 erschienenen Untersuchung über den Keimwall des Hühnereies, dass die Frage, ob die parablastischen Anlagen aus den Elementen des weissen Dotters abzuleiten sind, von derjenigen ihrer örtlich gesonderten Entstehung wohl auseinander zu halten sei, und er bezeichnet jetzt nur noch als Eigenthümlichkeiten der parablastischen Gewebe 1. ihre Entstehung in der Peripherie des Embryo, und 2. ihr allmäliges Vordringen in seine einzelnen Spalträume. Beides sind Eigenthümlichkeiten, welche für die Entwicklung des Mesenchyms des Hühnchens eine gewisse Bedeutung haben mögen, aber gewiss nicht die Entwicklung des Mesenchyms im Allgemeinen kennzeichnen.

Auch in seiner neuesten Schrift[2]) will His die Entstehungs-

---

[1]) His, Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. Zeitschr. für Anat. u. Entwicklungsg. 1876.

[2]) His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim. l. c. pag. 70.

geschichte des Nebendotters, die Rolle der Granulosa etc. ausser Betracht lassen, und sucht er „den principiellen Schwerpunkt der Frage nicht mehr darin, ob die Bindesubstanzanlage aus dem gefurchten oder ungefurchten Keime stammt, sondern darin, ob sie überhaupt unter anderen Bedingungen entsteht als die Anlagen der übrigen Theile". Sein Hauptziel ist „die genetische Ausscheidung der Bindesubstanzen" von den übrigen Geweben. Er theilt dann in 2 Abschnitten Beobachtungen mit, die theils von ihm, theils von anderen Forschern an verschiedenen Wirbelthieren angestellt worden sind: 1. Beobachtungen über Zellen ausserhalb des gefurchten Keimes und über deren Schicksal, und 2. Beobachtungen über das Hineinwachsen von Gefäss- und Bindesubstanzzellen in den Leib des Embryo.

Wenn ich auf den vorausgegangenen Blättern vielfach zu den theoretischen Anschauungen von His habe in Opposition treten müssen, so schliesse ich mich seinen der Theorie entblössten Beobachtungen gern an und erblicke in ihnen eine Förderung der Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms der Wirbelthiere. Hiermit wende ich mich zugleich zu dem zweiten Theile meiner Aufgabe und deute noch die Stellung an, welche ich in der Frage nach dem Ursprung des Mesenchyms der Wirbelthiere einnehme, obwohl mir eigene Beobachtungen über dieses Thema nicht zu Gebote stehen.

His [1]) unterscheidet bei Knochenfischen, bei Elasmobranchiern, bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren, wie ich meine mit Recht, einen peripheren Mesodermantheil, welcher von dem an der Primitivrinne sich einfaltenden Mesoblast nicht abgeleitet werden kann. Denn letzterer hört seitlich schon früher mit zugeschärften Rändern auf und dringt vor der Hand nicht in den hier in Frage kommenden Bezirk ein (Taf. XVIII Fig. 13). Der periphere Mesodermantheil wird zum Gefässblatt, welches sich zuerst im Gefässhof anlegt und aus Mesenchymzellen besteht, aus denen sich ungemein früh Blutgefässe und Blut bilden. Wie His recht anschaulich beschreibt, wächst das Mesenchym, sein parablastischer Mesodermantheil, von der Peripherie in alle Spalträume hinein, welche zwischen den Grenzblättern und den vom Mesoblast gelieferten Anlagen mehr und mehr hervortreten. Der Haupttheil

[1]) In Betreff der Literatur des jetzt abzuhandelnden Gegenstandes verweise ich auf die Schrift von His: „Die Lehre vom Bindesubstanzkeim" etc.

des einwachsenden Gewebes folgt der oberen Fläche des Darmdrüsenblattes, ein kleinerer Theil breitet sich medianwärts unter dem Ektoblast aus. Dann werden die Chorda, das Medullarrohr und die Urwirbel umwachsen. Der gewiss sehr zutreffenden Darstellung von His zu Folge ist die Reihenfolge „seiner parablastischen Invasion", oder sagen wir der Mesenchymentwicklung, eine gegebene: erst muss sich ein freier Spaltraum gebildet haben, dann dringen in diesen von einer benachbarten parablastischen Anlage aus Zellen oder Zellenausläufer ein, welche den offenen Raum anfangs nur unvollkommen erfüllen; später kommt es dann zur Gefässbildung, oder wo diese ausbleibt, da bilden die Zellen mit ihren feinen Zweigen ein zusammenhängendes Gerüst, das sich in seiner Ausbreitung den umgebenden Theilen anschliesst. Während der ersten Perioden der Entwickelung werden die parablastischen Gewebsanlagen fast durchweg zu Gefässröhren. Später ändert sich dies Verhältniss, die Zellen erhalten sich als Bindesubstanzzellen und zwischen ihnen tritt in der Folge eine weiche durchsichtige Zwischensubstanz auf."

Mir scheinen diese Beobachungen von His, welche übrigens auch schon in seinen älteren Schriften niedergelegt sind, vollkommen richtig zu sein, und ich hoffe, dass es sich bald bewahrheiten wird, wenn His[1]) sagt: „Die Ueberzeugung, dass jene Anlagen einen durchaus selbständigen Theil des sog. mittleren Keimblattes und überhaupt des Keimes bilden, wird sich ihre Bahn brechen, denn es wird schliesslich unmöglich sein, die Eigenthümlichkeiten zu verkennen, die dieselben hinsichtlich des Ortes ihres ersten Auftretens und hinsichtlich der Art ihrer Ausbreitung darbieten." Es wäre wünschenswerth, wenn der Process der Mesenchymbildung einmal zum Gegenstand einer vergleichenden, alle oder wenigstens mehrere Klassen der Wirbelthiere umfassenden Untersuchung gemacht würde. Auch dürfte wohl der eine Punkt noch genauer festzustellen sein, ob nicht vielleicht an mehreren getrennten Stellen zugleich durch Auswanderung von Zellen Mesenchymkeime gebildet würden.

Nur soweit es hier angegeben ist, erstreckt sich meine Uebereinstimmung mit den neuesten Angaben von His. Dagegen treten wieder nicht unerhebliche Meinungsverschiedenheiten hervor 1) in der Frage nach der Abstammung des Gefässblattes und 2) in der Frage nach den Producten, welche vom Gefässblatt geliefert werden.

---

[1]) His, Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. l. c. p. 274.

His lässt an der Bildung des peripheren Mesodermantheils bei den Wirbelthieren den Dotter participiren, hält es aber zur Zeit noch nicht für möglich ein einheitliches Bild von der Entwicklungsgeschichte der parablastischen Zellen zu entwerfen; für das Huhn vertritt er die Bildung der neuen Zellen innerhalb von Dotterkugeln, die vom Protoplasma des Keimwalles umwachsen worden sind. Als gemeinsame Erscheinung bei der Bildung parablastischer Zellen tritt ihm „die Concurrenz von Dotterkörpern und vom Protoplasma entgegen."

Ich fasse die Verhältnisse in einer anderen Weise auf. Indem ich den Beobachtungen von Hoffmann[1]) über den Furchungsprocess der Knochenfische einen besonderen Werth beilege, sehe ich in den Kernen, welche an der Dotteroberfläche meroblastischer Eier und namentlich im sogenannten Keimwall vorkommen, nicht Neubildungen, sondern durch Theilung entstandene Abkömmlinge des ersten Furchungskerns. Da sie von einem Protoplasmamantel umhüllt in die gemeinsame Dottermasse eingebettet sind, ist die Isolirung zu selbständigen Zellen beim Furchungsprocess nicht zu Stande gekommen. Nach Beendigung der Keimblätterbildung ist der kernhaltige Dotter mit zum Entoblast hinzu zu rechnen und bildet den seitlichen und ventralen Theil desselben. Er muss zu ihm aus denselben Gründen hinzugerechnet werden, aus denen ich entgegen der Auffassung von Götte das innere Keimblatt der Tritonen und Anuren nicht nur aus den dorsalen als dünnes Blatt ausgebreiteten Entoblastzellen, sondern auch aus der ventral gelegenen grosszelligen Dottermasse zusammengesetzt sein lasse. Um den mehr dotterfreien von dem mehr dotterreichen Theile zu unterscheiden, kann man von einem Darm- und einem Dotter-Entoblast reden.

Ich glaube nun nach den Beschreibungen anderer Forscher annehmen zu dürfen, dass die Mesenchymkeime vom Entoblast oder genauer gesagt vom Dotterentoblast abstammen, indem sie aus diesem Theile des Keimblattes auswandern oder sich von ihm abspalten, um das Gefässblatt zu bilden. Letzteres, bemerkt His, „entsteht bei Vögeln, wahrscheinlich auch bei Reptilien, ferner bei Knochenfischen und Plagiostomen dadurch, dass zuvor eingeschlossene parablastische Zellen an der äusseren Fläche des Keimwalles frei werden und zu einer selbständigen Schicht sich sammeln." (pag. 84.)

[1]) C. K. Hoffmann, Vorläufige Mittheilung zur Ontogenie der Knochenfische. Zoologischer Anzeiger 1880. pag. 629.

Welche Theile des fertigen Organismus, — so lautete die zweite oben aufgeworfene Frage — nehmen bei den Wirbelthieren aus den Mesenchymkeimen (Gefässblatt) ihren Ursprung? Hier sind His und ich nur hinsichtlich der Bindesubstanzgruppe einer Meinung. Dagegen gehen wir in unserem Urtheil über die Gefässe, das glatte Muskelgewebe, das Endothel weit auseinander.

Bei den Gefässen leitet His nur das Bindegewebe und das Endothel von seinem Parablast ab, während die Gefässmuskulatur von seinem Archiblast geliefert werden soll. Beobachtungen über die Entwicklung der letzteren liegen nicht vor, es handelt sich also um eine blosse Hypothese. Wenn man nun bedenkt, in welcher innigen morphologischen und physiologischen Beziehung das glatte Muskelgewebe zur Gefässwand steht, wenn man ferner bedenkt, wie das Endothelrohr allseitig in Bindegewebe eingebettet, nirgends zu epithelialen Zellenlagen (oder dem Archiblast) in directe Berührung tritt, so wird dem unbefangenen Beobachter die Hypothese von His zum mindesten als eine sehr gezwungene erscheinen. Denn was in aller Welt könnte die archiblastischen (nach uns epithelialen Zellen) veranlasst haben, dass sie sich von dem Ektoblast, dem Entoblast oder dem Einfaltungsmesoblast aus ins Mesenchym einsenken, um sich den Endothelröhren des Gefässbaums hinzu zugesellen und an ihnen fortwachsend ihnen, wo es Noth thut, glatte Muskellagen zu verschaffen.

Ich glaube, dass ich in diesem Punkte physiologischer denke als His, welcher gerade der Vertreter einer physiologisch denkenden Histologie sein will, dagegen in mir einen Anhänger einer exclusiv morphologischen Richtung zu sehen vermeint. Indem ich ein solches planloses und complicirtes, durch directe Beobachtung wohl kaum festzustellendes Durcheinanderwachsen der Zellen verwerfe, lasse ich die glatten Muskelzellen sich an Ort und Stelle der ursprünglich bindegewebigen Wandungen des Endothelrohres aus indifferenten Zellen in dem Maasse bilden, als der Arbeitszweck des betreffenden Organes es erfordert. Das Protoplasma einer Zelle birgt eben in sich verschiedene Anlagen, um sich in dieser oder jener Richtung differenziren zu können; und es kommt nur auf die besonderen Anforderungen an, welche an die eine bestimmte Stelle des Körpers einnehmenden Zellen gestellt werden, damit sie diese oder jene Eigenschaft in einer besonderen Weise entwickeln und so dem jemaligen Zweck entsprechend besser functioniren können.

Auf botanischem Gebiete hat sich eine derartige Auffassung

der Ursachen, von welchen die histologische Differenzirung der Zellen bestimmt wird, schon länger Bahn gebrochen, und so wird auch in der Zootomie diese physiologische Betrachtungsweise über veraltete entwicklungsgeschichtliche Glaubenssätze wohl den Sieg behaupten. Desswegen brauchen wir noch nicht dem Satze von His beizupflichten, wenn er sagt, „Sollte es sich vielmehr zeigen, dass dieselbe Anlage promiscue Bindesubstanzen, Epithelien und Muskelzellen liefert, dann müsste man überhaupt darauf verzichten, zwischen Histologie und Entwicklungsgeschichte gesetzmässige Beziehungen aufzufinden. Es würde dann nur noch ein Resignationsstandpunkt übrig bleiben, wie ihn ja in der That einige Embryologen der Gegenwart (Goette, Kölliker und die Gebr. Hertwig) einnehmen.“ (pag. 70.)

Als einen weiteren strittigen Punkt führte ich oben das Endothel auf, eine Gewebskategorie, welche His in seinem Programm über Häute und Höhlen des Körpers aufgestellt hat. Den Endothelbegriff als solchen nehme ich an und halte es nicht für unzweckmässig, dass man Zellenmembranen, die sich in Spalträumen des Mesenchyms durch Abplattung und regelmässige Aneinanderlagerung von Mesenchymzellen zum Zweck der Oberflächenbegrenzung entwickeln, besonders benennt, wenn auch in formaler Hinsicht, d. h. in Bezug auf äusserliche histologische Charactere Endothelmembranen von vielen Epithelmembranen nicht zu unterscheiden sind. Desgleichen erscheint es mir ganz nutzbringend, wenn man dem Begriff Epithel eine prägnantere Bedeutung dadurch verleiht, dass man bei der histologischen Definition auch noch genetische Gesichtspunkte mit einwirken lässt. Alsdann aber kann ich nur auf die Zellenauskleidung des Lymph- und Blutgefässsystems, der Schleimbeutel, der Sehnenscheiden und der Gelenke, da sie allein Hohlraumbildungen im Mesenchym sind, den Namen Endothel anwenden, dagegen muss ich bei der Brust- und Bauchhöhle der Wirbelthiere, in so fern sie als Enterocoele zu betrachten sind, von einem Pleuroperitonealepithel reden.

In derselben Weise urtheilt Kölliker, wenn er in seiner schon mehrfach angeführten Schrift: Zur Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens sagt: „Im Gegensatze zu diesen Lücken, welche ächte Leibeshöhlen darstellen und von einem Zellenbelege ausgekleidet sind, der zu den ächten Epithelien gezählt werden muss, stehen alle anderen Spalten im Mesoderm, die Bindegewebsspalten oder Pseudocoelome genannt werden können. Die grösseren und wichtigeren unter denselben sind die Gefässe, die

Gelenkkapseln, die grossen Lücken in den bindegewebigen Hüllen des Nervensystems. Ihre Auskleidung besteht aus Bindesubstanzzellen und kann den Namen Endothel behalten.“ (pag. 46.)

Anders stellt sich His zu dieser Frage: Er gibt zwar zu, dass die Leibeshöhle der Vertebraten, ganz abgesehen davon, ob sie ein Urdarmdivertikel sei oder nicht, „zur Zeit ihrer primären Entwickelung eine von Epithelblättern begrenzte Spalte“ sei oder dass sie „zwischen zwei Platten archiblastischer Zellen liege“; gleichwohl lässt er sie später wie die im Mesenchym entstandenen Hohlräume von einem Endothel überzogen sein. Um diese Benennung rechtfertigen zu können, macht er wieder eine Hypothese, die mir nicht minder gewagt erscheint, als seine Hypothese von der Herkunft der glatten Gefässmuskulatur. Wie hier eine archiblastische Invasion längs der Gefässendothelröhren, so muss dort eine parablastische Invasion aushelfen. Nach der Meinung von His kommt dadurch, dass die Muskelanlagen der Leibeswand und die der Darmwand durchwachsen werden, „parablastisches Gewebe an die Begrenzungsfläche der Binnenhöhlen und kleidet als seröse Haut diese letzteren aus.“ „Dabei können einzelne Strecken der Höhle unbekleidet bleiben, bei höheren Wirbelthieren das Gebiet der Fimbrien und des Ovarium, bei niedrigeren ein längerer, durch die ganze Bauchhöhle sich erstreckender Streifen, der dann zeitweise flimmern kann. Die serösen Häute sind secundäre Bekleidungen einer ursprünglich rein archiblastisch umgrenzten Höhle“ (pag. 99).

Ich frage, mit welchem Schein von Recht kommt His zu der Hypothese, dass die Zellmembran, welche beim Embryo, wie er selbst zugibt, die Pleuroperitonealhöhle umschliesst, später durch andrängendes Bindegewebe auseinandergerissen und bis auf den Rest des Keimepithels durch eine Endothelmembran ersetzt werden soll, wie hat er beobachten können, dass die Begrenzungszellen des Embryo später durch Eindringlinge des Mesenchyms aus ihrer durch die Entwicklungsgeschichte ihnen angewiesenen Lage verdrängt worden sind? Doch His meint: „Die eben besprochene Bildungsweise seröser Flächen ist im Grunde recht leicht verständlich und auch leicht durch die Beobachtung zu controlliren. Die Gebrüder Hertwig haben dieselbe nicht gekannt und sind deshalb genöthigt gewesen, in ihrem von sonst richtigen Anschauungen ausgehenden Capitel über „das Blutgefässsystem und die Leibeshöhle“ mit allerlei künstlichen Deductionen sich zu helfen.“ Daraufhin frage ich weiter, ist etwa diese Angabe von der Bil-

dungsweise seröser Flächen, welche von His als leicht durch die Beobachtung zu controlliren bezeichnet wird, eine Probe für „die wirklich exacte, nicht auf blosse Scheineindrücke hin arbeitende Forschung“, für welche His nur allzusehr die mit Maasstab und Zirkel bewaffnete Embryologie allein zu halten geneigt ist?

Doch ich will jetzt weder diese noch andere Angaben von His auf ihre „Exactheit“ prüfen. Es will mir aber scheinen, es wäre vielleicht besser, wenn His in wissenschaftlichen Arbeiten seinen für andere Forscher nun doch einmal nicht eingerichteten Gradmesser der „Exactheit“ etwas weniger zur Schau tragen wollte.

Was eine Arbeit Gutes und Richtiges enthält, wird sich auch ohne Betheuerung ihrer Exactheit unter den Forschern, wenn nicht immer gleich, doch allmälig Bahn brechen. Ueber Hypothesen werden endlich glaubwürdige Beobachtungen entscheiden. Im Hinblick auf solche und mit dem Wunsche, dass die hier abgehandelten Gegenstände auch von anderer Seite eine genaue Prüfung erfahren mögen, schliesse ich meine Untersuchung, zugleich auch mit dem offenen Eingeständniss, dass die Entwicklung der Gewebe aus den embryonalen Anlagen noch ein Feld ist, das sehr wenig bearbeitet eine um so reichere Ausbeute verspricht.

Tafelerklärung.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen.

af. After.
ch. Chorda.
d. Dotterpfropf.
dh. Urdarm.
gl. Ganglionanlage.
l. Urmundlippe.
ld. dorsale, *ls.* seitliche, *lv.* ventrale Urmundlippe.
r. Rückenrinne.
u. Urmund. Blastoporus.
D. Dotter.
Ek. Ektoblast.
En. Entoblast.
Enc. Chordaentoblast.
End Darmentoblast.
El. Entoblastlippe.
F. Furchungshöhle.
Me. Mesoblast.
Mev. Ventraler Mesoblast.
N. Centralnervensystem.
* Stelle, an welcher Chordaentoblast und Darmentoblast in den Mesoblast übergehen.

Tafel XIV.

Fig. 1. 2. 7. 8. 10. 11 bei 20 facher Vergrösserung (Zeiss A. obere Linse Oc. 1) gezeichnet.

Fig. 1. Frontalschnitt durch den Blastoporus eines Froscheies, dessen Medullarwülste sich anzulegen beginnen. (Fig. 5).

Fig. 2. Frontalschnitt durch den Blastoporus eines etwas weiter entwickelten Eies mit mässig ausgebildeten Medullarwülsten.

Fig. 3. Ei mit sich entwickelnder Gastrulaeinstülpung. Hufeisenförmiger Blastoporus.

Fig. 4. Ei mit weitem kreisförmigem Blastoporus.

Fig. 5. Ei mit engem Blastoporus (*u*), Rückenrinne (*l*) und eben sich entwickelnden Medullarwülsten (*N*).

Fig. 6. Ei mit spaltförmigem Blastoporus und deutlich ausgeprägter Medullarfurche.

Fig. 7. Querschnitt durch den Kopftheil eines Eies mit deutlich ausgeprägter Medullarfurche. (Fig. 6).

Fig. 8. Frontalschnitt durch den Blastoporus eines Eies, dessen Medullarwülste sich zum Verschluss zusammenneigen und dessen Kopftheil sich durch eine Ringfurche abzusetzen beginnt.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus. Verhältniss der Schichten an der dorsalen Urmundlippe. 80 fache Vergrösserung.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus. Derselbe fällt mit der Medianebene zusammen.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch ein Ei mit Rückenrinne. Der Schnitt ist etwas seitlich von der Medianebene durch das Ei hindurchgeführt.

Fig. 12—14. Querschnitte durch die Keimscheibe eines Elasmobranchiers. Copien nach Balfour. A monograph of the development of Elasmobranch fishes.

Fig. 12 = Taf. IX. Fig. 1 *b*.
Fig. 13 = Taf. IV. Fig. 8 *a*.
Fig. 14 = Taf. IX. Fig. 1 *a*.

Tafel XV.

Alle Figuren sind bei Zeiss A. Oc. 1 gezeichnet.

Fig. 1. Frontalschnitt durch ein Froschei mit sehr weitem Blastoporus.

Fig. 2. Frontalschnitt durch ein Froschei mit noch weitem Blastoporus in einiger Entfernung hinter dem letzteren.

Fig. 3. Frontalschnitt durch ein Froschei mit noch weitem Blastoporus am hintern Rand des letzteren.

Fig. 4. Frontalschnitt durch ein Ei mit etwas engerem Blastoporus.

Fig. 5. Frontalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus in einiger Entfernung vor dem Blastoporus.

Fig. 6. Frontalschnitt durch ein Ei mit engem Blastoporus.

Fig. 7. Sagittalschnitt durch ein Ei mit engem Blastoporus in oder nahe der Medianebene des Eies.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch ein Ei mit weitem Blastoporus in oder nahe der Medianebene des Eies.

Fig. 9. Frontalschnitt durch ein Ei mit engem Blastoporus etwas nach vorn vor letzterem.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch ein Ei mit sehr engem Blastoporus und mit erster Anlage der Medullarplatte. Schnitt fällt mit der Medianebene zusammen.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch ein Ei mit sehr engem Blastoporus und mit erster Anlage der Medullarplatte. Schnitt ist etwas seitlich von der Medianebene durch das Ei hindurchgeführt.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch ein Ei mit sehr engem Blastoporus und mit erster Anlage der Medullarplatte. Schnitt ist noch mehr seitlich als in Figur 11 durch das Ei hindurchgeführt.

Tafel XVI.

Die Figuren 1—4 sind bei 80 facher Vergrösserung (Zeiss C. Oc. 1), die Figuren 5—8 und 13—14 bei Zeiss A. Oc. 1 gezeichnet. Die Figuren 9—12 sind bei 80 facher Vergrösserung (Zeiss C. Oc. 1) gezeichnet und dann etwas verkleinert.

Fig. 1. Frontalschnitt durch ein Ei mit erster Anlage der Medullarplatte und mit Rückenrinne. Schnitt geht durch das vorderste Ende der Chordaanlage.

Fig. 2. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Schnitt geht durch den mittleren Theil der Chordaanlage.

Fig. 3. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Schnitt geht durch das hintere Ende der Chordaanlage.

Fig. 4. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Der Schnitt geht durch das vordere Ende der Chordaanlage einige Schnitte weiter nach vorn als der Schnitt der Figur 2.

Fig. 5. Frontalschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Der Schnitt ist hinter dem Blastoporus durch das Ei hindurchgelegt.

Fig. 6. Der Schnitt ist durch den Blastoporus hindurchgelegt.

Fig. 7. Der Schnitt ist durch das Ei etwas vor dem Blastoporus hindurchgelegt.

Fig. 9—14. Frontalschnitte durch Eier, an welchen die Medullarwülste hervorzutreten beginnen.

Fig. 9. Schnitt durch Chordaanlage, welche noch beiderseits mit dem Mesoblast zusammenhängt.

Fig. 10. Schnitt etwas weiter nach vorn durch die Chordaanlage, welche sich jetzt vom Entoblast vollständig abgeschnürt hat.

Fig. 11. Schnitt durch das hintere Ende der Chordaanlage.

Fig. 12. Schnitt durch Blastoporus.

Fig. 13. Schnitt durch das Ei in einiger Entfernung hinter dem Blastoporus.

Fig. 14. Schnitt durch das Ei an der hinteren Verschlussstelle des Blastoporus.

Tafel XVII.

Alle Figuren sind bei 80 facher Vergrösserung (Zeiss C. Oc. 1) mit dem Prisma gezeichnet. Die Schnitte sind durch Froscheier angefertigt, deren Medullarwülste weit erhoben sind und eine enge Medullarfurche umgrenzen. Der Kopftheil des Eies beginnt sich schon durch eine Furche vom übrigen Körper abzusetzen.

Fig. 1. Der Schnitt ist durch den Blastoporus geführt.

Fig. 2. Der Schnitt geht durch die vordere Verschlussstelle des Blastoporus.

Fig. 3. Der an Figur 2 nächst anschliessende Schnitt, in welchem sich die Chorda schon theilweise abzugrenzen beginnt.

Fig. 4. Einer der nächst folgenden Schnitte, auf welchem die Chorda vom Mesoblast abgelöst ist, aber noch mit dem Entoblast zusammenhängt.

Fig. 5. Der Schnitt ist in geringer Entfernung hinter dem Blastoporus durch das Ei hindurchgelegt.

Fig. 6. Schnitt durch die Aftergrube, welche sich in einiger Entfernung hinter dem Blastoporus entwickelt.

Fig. 7. Schnitt durch ein etwas weiter entwickeltes Ei, an welchem die Aftergrube sich mit dem Darm in Verbindung gesetzt hat.

Fig. 8—11. Durchschnitte durch Eier, deren Medullarrinne im Verschluss begriffen ist.

Fig. 8. Schnitt durch die Chorda in der Mitte der Medullarrinne, wo sie noch mit dem Entoblast in Verbindung steht.

Fig. 9. Schnitt durch die Chorda an der Stelle, wo sie sich vom Entoblast ablöst.

Fig. 10. Einer der nächstfolgenden Schnitte.

Fig. 11. Schnitt durch das vordere Ende der Chorda im Bereich des Kopftheils des Eies.

Tafel XVIII.

Copien von Bildern, welche die Entwicklung der Keimblätter der Reptilien, Vögel und Säugethiere erläutern sollen, aus den Schriften von Kölliker, Balfour, Strahl.

Fig. 1 *a* u. 1 *b*. Querschnitte durch Keimscheiben von Lacerta agilis mit deutlicher Primitivrinne. Copie nach Strahl. Beiträge zur Entwicklung der Lacerta agilis. Archiv Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882. Taf. XV. Fig. 26 u. Fig. 31.

Fig. 1 *a*. Untere Ausmündungsstelle des Canalis neurentericus.

Fig. 1 *b*. Schnitt 3 vor der unteren Ausmündungsstelle des Canalis neurentericus. Etwas älterer Embryo.

Fig. 2—4. Querschnitte durch die Keimblätter von Lacerta muralis. Copie nach Balfour. On the early development of the Lacertilia. etc.

Micr. Journ. Vol. XIX. N. S. Pl. XIX. Fig. 2 = Series B. Fig. 4. Fig. 3 = Series A. Fig 2. Fig. 4 = Series A. Fig. 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die Keimscheibe vom Hühnchen. Copie nach F. M. Balfour und F. Deighton.

A renewed study of the germinal layers of the chick. Quarterly journal of microscopical science. 1882.

Fig. 6. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo von acht Tagen. Copie nach Balfour. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. pag. 201. Fig. 142.

Fig. 7—10. Querschnitt durch einen Kaninchenembryo von 8 Tagen. Copien nach Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höhern Thiere. Fig. 7 = Fig. 189. Fig. 8 = Fig. 190. Fig. 9 = Fig. 195. Fig. 10 = Fig. 191.

Fig. 11. Querschnitt durch Primitivstreifen eines Hühnerembryo. Copie nach Kölliker. Entwicklunggsgeschichte des Menschen etc. Fig. 55.

Fig. 12. Querschnitt durch die Chorda-Anlage von Lacerta agilis. Copie nach Strahl. Beiträge zur Entwickl. v. Lacerta agilis. Archiv f. Anat. und Physiol. Anatom. Abtheilg. 1882. Taf. XV. Fig. 38.

Fig. 13. Querschnitt durch einen Primitivstreifen und einen Theil des Blastoderma eines 10 Stunden bebrüteten Hühnereies. Vergr. ca. 33mal. Copie nach Kölliker. Entwicklungsgeschichte des Menschen etc. Fig. 68.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Untersuchungen
über die
Zellkerne in den stärkeführenden Zellen
der
Hölzer.

Von

Dr. Bernhard Schorler.

Einleitung.

Während die Pflanzenanatomen früherer Jahre die Zellwandung zu ihrem ausschliesslichen Studium machten und vom Zellinhalt nur Stärke- und Chlorophyllkörner in den Bereich ihrer Untersuchungen zogen, ist es seit 1840 besonders der Protoplasmaleib der Zelle, auf welchen die mikroscopische Forschung in der Botanik sowohl, als auch in der Zoologie ihr Hauptaugenmerk richtet. Die Struktur des Protoplasmas, seine Lebenserscheinungen und seine Beziehung zur Zellbildung und Zelltheilung werden eingehend untersucht. Vor Allem aber wird der Zellkern als ein hervorragend an allen Gestaltungsvorgängen der Zelle betheiligtes Glied des Protoplasmaleibes erkannt und seinem Studium ein ganz besonderes Interesse zugewandt. Zunächst wird durch die glänzenden Beobachtungen von Strasburger, Buetschli und anderen [1]) das Verhalten des Nucleus bei der Zelltheilung, seine Betheiligung an derselben und seine Bedeutung für dieselbe klargelegt. Dann folgen Untersuchungen von Frommann [2]), Flemming [1]) etc. über die feinere Struktur des Zellkerns, und durch

[1]) Ausführliche Literaturangaben bei W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Arch. f. mikrosc. Anat. B. 16 u. 18.

[2]) Frommann, Beobachtungen über Struktur und Bewegungserscheinungen des Protoplasmas der Pflanzenzellen. Jena 1880.

die Arbeiten von Schmitz [1]), Treub [2]) und Johow [3]) wird seine allgemeine Verbreitung in den Pflanzenzellen und das Vorkommen von vielkernigen Zellen bei Thallophyten und Dicotylen nachgewiesen. In neuester Zeit endlich sind durch Treub [4]), Johow [5]) und Kallen [6]) Untersuchungen veröffentlicht worden, die uns mit der späteren Lebensgeschichte des Nucleus, mit den Form- und Strukturveränderungen, welche derselbe in älteren ausgewachsenen Gewebezellen und beim schliesslichen Absterben erleidet, bekannt machen.

Die vorliegende Arbeit möchte unsere Kenntniss über die Zellkerne besonders in Bezug auf die Dauer ihrer Lebensfähigkeit und die Veränderungen, welche dieselben mit dem zunehmenden Alter erleiden, erweitern. Sie würde sich also, insofern sie auch das Verhalten ruhender Kerne in älteren Zellen zum Gegenstand hat, eng an die letzterwähnten Arbeiten von Treub, Johow und Kallen anschliessen.

Die Untersuchungen beziehen sich auf Zellen, deren Zellenqualität zwar durch das periodische Auftreten der Stärke bekannt ist, über deren Protoplasma und Zellkern aber bis jetzt noch keine speciellen Angaben vorliegen; sie erstrecken sich ferner auf die gymnospermen und dicotylen Hölzer, welche durch die Ausbildung von Jahresringen in ganz besonderem Maasse geeignet sind, über das Alter ihrer einzelnen Elemente Aufschluss zu geben. — Die Arbeit, welche ihre Entstehung einer Anregung des Herrn Hofrath Strasburger verdankt, wurde im botanischen Institute zu Jena unter der gütigen Leitung des Herrn Professor Stahl angefertigt; ich ergreife mit Vergnügen die Gelegenheit, diesen meinen hochverehrten Lehrern für manchen freundlichen Rath meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

---

[1]) Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen, Halle 1879; Untersuchungen über die Zellkerne der Thallophyten, Sitz.-Ber. der niederrheinischen Ges. für Natur- und Heilkunde in Bonn, 4. Ausg. 1879. Sep.-Abd., 7. Juni 1880.

[2]) M. Treub, Sur la pluralité des noyaux dans certaines cellules végétales, Comptes rend., 1 Sept. 1879.

[3]) Fr. Johow, Untersuchungen über die Zellkerne in den Secretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monocotylen. Dissert. Bonn 1881.

[4]) Treub, Notice sur les noyaux des cellules végétales, Arch. d. Biol. 1880.

[5]) Johow, Die Zellkerne von Chara foetida, Bot. Zeit. 1881, Nr. 45 u. 46.

[6]) Fr. Kallen, Verhalten des Protoplasmas in den Geweben von Urtica urens, Flora 1882, Nr. 5 u. 6.

Die stärkeführenden Zellen.

Die stärkeführenden Zellen unserer Bäume und Sträucher haben wegen ihrer hohen physiologischen Bedeutung schon seit langer Zeit Veranlassung zu vielfachen Untersuchungen gegeben. Namentlich war es die Frage, welche Zellformen überhaupt fähig seien, während des Winters Stärke aufzuspeichern, die man eifrig zu beantworten trachtete. Der erste Forscher, welcher diese Verhältnisse richtig erkannte, war C. Sanio[1]). Er fand, dass ausser den Markstrahlzellen drei Formen von Zellen im Winter Stärke zu führen vermögen: Faserzellen, gefächerte Faserzellen und Holzparenchym. Die Faserzellen sind nach ihm von gleicher Gestalt und gleichem Bau wie die gewöhnlichen Holzfasern, unterscheiden sich aber von diesen durch ihren Stärkegehalt. Durch nachträgliche Scheidewandbildung gehen aus den ersteren die gefächerten Faserzellen hervor, deren Scheidewände zart und dünn bleiben. Die Holzparenchymzellen endlich, welche auch durch Querwandbildung aus einer grösseren Faserzelle, aber schon im cambialen Zustande hervorgehen, sind, im Gegensatz zu den beiden ersteren Arten, nie dickwandig und haben quere Scheidewände, die von gleicher Stärke wie die Seitenwände sind.

Ueber die Qualität der stärkeführenden Elemente machte zuerst Schacht[2]) folgende nähere Angaben: *„Die Markstrahlzelle stirbt nicht gleich der Holzzelle frühe ab; die Markstrahlzellen fünf- und sechsjähriger Jahresringe enthalten noch häufig Zellsaft.“* Aehnlich spricht er sich über das Holzparenchym aus: *„Das Holzparenchym führt nicht wie die ausgebildete Holzzelle frühzeitig Luft, es behält seinen Zellsaft länger und füllt sich häufig mit*

---

[1]) Sanio, Untersuchungen über die im Winter Stärke führenden Zellen des Holzkörpers dicotyler Holzgewächse, Halle 1858. Daselbst auch ausführliche Angaben der früheren Literatur.

[2]) Schacht, Die Pflanzenzelle, S. 205.

Stärkemehl." Zur Zeit wird nach De Bary[1]) reichlicher Stärkegehalt, und zumal periodischer Wechsel desselben, als Kriterium der Zellqualität betrachtet, denn die Auflösung und Neubildung der Stärke ist stets an einen aktiven Protoplasmakörper gebunden.

Was endlich die Zellkerne in den stärkeführenden Zellen anbetrifft, so liegen nur wenige Angaben in der botanischen Literatur vor. Th. Hartig[2]) ist der Meinung, dass das Stärkemehl in den Markstrahlzellen und in den „Schichtfasern" einem centralen Zellkern entspringe, „*der jedoch nur kurz vor und während der Mehlbildung nachweisbar ist.*" Weitere Untersuchungen und zwar die letzten über diesen Gegenstand veröffentlichte A. Gris[3]). Er sagt von den stärkeführenden Zellen: „*Ces mêmes cellules sont munies d'un nucléus, et je ne crois point inutile de faire remarquer, en passant, que cet organe, dont je me suis efforcé ailleurs de faire ressortir l'importance comme appareil d'élaboration et de sécrétion des matières contenues dans la cellule végétale, ne fait point défaut aux éléments des rayons médullaires et du parenchyme ligneux. J'ai constaté souvent, à l'époque de la reproduction estivale de la fécule dans le tronc des arbres, que ces éléments munis de parois épaisses interrompues de distance en distance par des amincissements possèdent, comme les cellules délicates des feuilles et des tubercules, un véritable nucléus qu'un amas de petits granules amylacés dérobe souvent à l'oeil de l'observateur armé des plus forts grossisements.*"

Wenn nun auch eine direkte Betheiligung des Zellkerns an der Bildung und Auflösung der Stärkekörnchen nach neueren Untersuchungen nicht stattfindet, so sind die Beobachtungen Gris' doch insofern richtig, als, wie im Folgenden des Näheren gezeigt werden soll, der Zellkern sich in allen stärkeführenden Zellen findet, aber sich sehr häufig durch überliegende Stärkekörnchen der Beobachtung entzieht. Die Anwendung der in neuerer Zeit in die botanische Mikrochemie eingeführten Färbungsmittel macht es uns jedoch möglich, die Kerne überall auffinden und ihre Gestalt und Struktur feststellen zu können. Als bestes Tinktionsmittel hat sich auch hier das Haematoxylin erwiesen; die anfänglich gebrauchte Methylgrün-Essigsäure liess namentlich kleinere Kerne

---

[1]) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, 1877, S. 122.

[2]) Th. Hartig, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Holzpflanzen, Bot. Zeit. 1859, S. 99.

[3]) A. Gris, Comptes rend. 1866. Tom. 62, p. 603.

wenig scharf vor den Stärkekörnchen hervortreten. Bei Anwendung des Haematoxylins wurde das zu untersuchende Material, frische Aeste oder Theile älterer Stämme, vorerst in absolutem Alkohol aufbewahrt, dann Schnitte desselben in Haematoxylin gefärbt und schliesslich in Glycerin übertragen. Bei einer derartigen Behandlung färben sich die Zellkerne mehr oder weniger intensiv violett und treten, trotz der reichlich in den Zellen angehäuften Stärkekörnchen, scharf hervor. Um feinere Struktureigenthümlichkeiten zu beobachten, wurden Schnitte von lebendem Material mit Pikrinsäure oder absolutem Alkohol behandelt und dann gefärbt.

I. Die Coniferen.

1. Taxineae.

Bei Taxus baccata sind die stärkeführenden Zellen fast ausschliesslich auf die Markstrahlen beschränkt; das durch Hartig und Kraus nachgewiesene Strangparenchym kommt nur in verschwindend kleinen Mengen vor und soll deshalb hier einstweilen unbeachtet bleiben.

Untersucht man nun nach der oben angegebenen Methode präparirte Radialschnitte eines einjährigen Zweiges, so kann man in den Markstrahlzellen die intensiv violett gefärbten, scharf hervortretenden Zellkerne vom Cambium bis an das Mark leicht beobachten. Dieselben nehmen einen beträchtlichen Theil des Zelllumens ein, sind, je nach der mehr kürzeren oder längeren Form der Zelle, von kugeliger oder ellipsoidischer Gestalt, mit einer durchschnittlichen Länge von 10,5 μ und einer Breite von 9 μ und liegen central in einem Netz von Protoplasmafäden. Nicht sämmtliche Kerne färben sich gleichmässig intensiv. Die ellipsoidischen Formen weisen insofern zuweilen eine Ungleichmässigkeit auf, als nicht der ganze Kern, wie bei denen mit kreisrundem Umriss, sondern nur ein Ende desselben sich intensiv tingirt, das andere Ende aber blass gefärbt erscheint. Gewöhnlich ist mit dieser ungleichmässigen Farbstoffaufspeicherung eine Unregelmässigkeit der äusseren Form des Nucleus verbunden, indem dieser nicht mehr ellipsoidisch ist, sondern an der intensiver gefärbten

Hälfte eine schärfere Zuspitzung zeigt, die entweder nach der Rinde oder nach dem Mark zu gerichtet ist. Um die innere Struktur der Kerne genau beobachten zu können, ist es rathsam, die Präparate nur mit einer ganz verdünnten Hämatoxylinlösung zu färben. Dann zeigen dieselben ein deutlich feinkörniges Aussehen, welches herrührt von zahllosen kleinen runden Körnchen von nahezu gleicher Grösse, die sich lebhaft färben und einer nur wenig tingirbaren homogenen Masse eingelagert sind. Ich bezeichne diese beiden Bestandtheile des Kernes nach dem Vorgange von Schmitz die ersteren als „Chromatinkörnchen", die letztere als „Grundsubstanz." Die Chromatinkörnchen, die in ihrer Kleinheit eine innere Differenzirung nicht erkennen lassen, stellen allein die tingirbare Substanz des Kernes dar. Auch der Nucleolus, der sich nur durch ein etwas anderes Lichtbrechungsvermögen und durch seine Grösse auszeichnet, gehört zu ihnen. Er ist bei Taxus 3—4mal grösser, als ein gewöhnliches Körnchen und liegt meist excentrisch, gelangt aber vielfach nicht zur Beobachtung. Im Allgemeinen liegen die Chromatinkörnchen dicht an einander und können zuweilen scheinbare stäbchen- oder perlschnurähnliche Formen bilden; ein eigentliches Kerngerüste jedoch konnte ich nicht wahrnehmen. Bei jenen oben erwähnten Kernen, die eine besonders lebhafte Färbung des einen zugespitzten Endes zeigen, hat eine Verschiebung der Chromatinkörnchen stattgefunden, dieselben sind in der einen Hälfte dicht zusammengedrängt, während sie in der anderen nur spärlich vertheilt sind. Diese ungleichmässige Vertheilung der tingirbaren Substanz möchte ich nicht für eine Wirkung der angewandten Reagentien halten, denn sie zeigt sich in gleicher Weise an durch Alkohol oder Pikrinsäure erhärteten Kernen, andererseits aber bleiben viele ellipsoidische Formen unter denselben Bedingungen von dieser Unregelmässigkeit verschont. Es muss deshalb diese jenen Kernen schon im lebenden Zustande eigenthümlich gewesen sein.

Die Grundsubstanz des Nucleus vermag nur ganz wenig Farbstoff einzulagern, sie erscheint auch bei Anwendung sehr starker Ölimmersionen durchaus homogen und lässt weder irgendwelche Differenzirungen noch grössere oder kleinere Vacuolen erkennen. An der Oberfläche des Kernes verdichtet sich dieselbe zu einer zarten Schicht, der „Kernmembran", die den Kern allseitig umschliesst und oft mit doppelten Contouren hervortritt. —

Es fragt sich nun, lassen sich die Kerne in den stärkeführen-

den Zellen zu jeder Jahreszeit auffinden, oder werden sie im Frühjahre mit der Stärke aufgelöst und im Sommer mit derselben wieder neu gebildet? Obgleich von vornherein ein derartiges Verhalten höchst unwahrscheinlich ist, glaubte ich doch, auf diesen Punkt etwas näher eingehen zu müssen, weil nach Th. Hartig[1]) die Kerne nur kurz vor und während der Mehlbildung nachweisbar sein sollen und auch De Bary[2]) hierüber nur unbestimmte Angaben macht. Durch zahlreiche, auch auf andere Bäume und Sträucher ausgedehnte Untersuchungen ergab sich, dass die Kerne stets vorhanden sind und nirgends eine jährliche Auflösung und Neubildung oder auch nur zu irgend einer Zeit eine wahrnehmbare Aenderung ihrer inneren Struktur erfahren.

Die Kerne in den Markstrahlzellen der untersuchten einjährigen Zweige sind also, wie die Zellen selbst, von ganz verschiedenem Alter, aber trotzdem überall ganz gleich construirt; sie unterscheiden sich in dieser Beziehung nicht von den allerjüngsten Kernen der Cambiumregion, ausser dass bei letzteren, der Gestalt der Cambiumzellen angemessen, nur langellipsoidische Formen vorkommen, die aber niemals eine ungleichmässige Anhäufung der Chromatinkörnchen an einem Ende des Kernes zeigen. Wenn nun auch die Kerne in den einjährigen Zweigen keine Strukturdifferenzen aufweisen, so wäre es doch möglich, dass dieselben mit dem zunehmenden Alter sich anders verhielten. Um dieses festzustellen, wurden Aeste bis zu einem Alter von 114 Jahren in Untersuchung genommen, die von den alten prächtigen Taxusbäumen des botanischen Gartens zu Jena herrührten. Das Holz derselben zeigte bis zum 21. oder 22. Jahresringe splintige Beschaffenheit, vom 22. bis zum 114. Jahresringe dehnte sich das braungefärbte Kernholz aus. In allen Markstrahlzellen des Splintes war während des Winters reichlich Stärke abgelagert und alle diese Zellen zeigten einen lebenden Protoplasmaleib und normalen Zellkern, der, wie in jüngeren Zellen, stets nur in der Einzahl vorhanden ist. Eine Vermehrung des Kernes hatte, von all den untersuchten Schnitten, nur in 2 Zellen stattgefunden. Diese enthielten je zwei Kerne von der Grösse der übrigen, zeigten auch dieselbe innere Struktur und hatten im ersteren Falle eine unregelmässige, im zweiten eine regelmässige Kugelgestalt.

Dass sämmtliche Markstrahlzellen des Splintes, selbst diejenigen des 21. Jahresringes, noch als lebend angesehen werden

[1]) l. c. S. 4.
[2]) l. c. S. 122.

müssen, ergiebt sich schon aus der reichlichen Ablagerung von Reservestoffen in ihnen. Doch kann man sich auch direkt von dem Leben derselben überzeugen durch das Verhalten des Protoplasmas wasserentziehenden Mitteln gegenüber. Behandelt man frische Schnitte mit concentrirter Zuckerlösung, so tritt die nur für lebendes Protoplasma charakteristische Contraktion des Plasmaschlauches in allen Markstrahlzellen der sämmtlichen 21 Jahresringe zu Tage. Bei weiterem Zusatz von destillirtem Wasser dehnt sich derselbe wieder aus und nimmt seine ursprüngliche Lage wieder ein. Einen weiteren für sämmtliche Zellen gültigen Beweis ihres Lebens vermochte ich nicht aufzubringen. Strömungserscheinungen des Protoplasmas, die Russow[1]) in den Markstrahlzellen verschiedener Bäume nachgewiesen hat, konnte ich nur in ganz jungen Markstrahlzellen beobachten. Und das neuerdings durch Loew und Bokorny[2]) in die botanische Mikrochemie eingeführte Reagens von alkalischer Silberlösung, zur Unterscheidung von lebendem und todtem Protoplasma, wirkte zwar bei einigen an Spirogyra und anderen Algen angestellten Voruntersuchungen ganz ausgezeichnet, gab jedoch an frischen Holzschnitten keine günstigen Resultate.

Bei Beantwortung der Frage, ob die Zellkerne in den Markstrahlzellen, die ja nicht nothwendigerweise mit dem Protoplasma abzusterben brauchen, noch als lebendig oder bereits abgestorben anzusprechen seien, kann, da dieselben ihrer Zartheit wegen im frischen Zustande nicht zu sehen und sichtbar zu machen sind, nur die innere Struktur der erhärteten Kerne und ihr Verhalten gegen Reagentien in Betracht kommen. Da nun die Nuclei in dieser Beziehung, ja auch was Grösse und Gestalt anbetrifft, vollständig mit den theilungsfähigen Kernen des Cambiums übereinstimmen, wie jene eine den Kern allseitig begrenzende Membran und auch die Chromatinkörnchen noch in der ursprünglichen Reichhaltigkeit besitzen, und da sie sich noch ebenso intensiv färben wie jene, so müssen sie nothwendigerweise auch wie die Kerne des Cambiums als lebendig angesehen werden.

Mit dem 22. Jahresringe beginnt gewöhnlich die Desorganisation der Markstrahlzellen. Dieselbe zeigt sich zunächst in einem nur noch spärlichen Auftreten der Stärkekörnchen und dadurch,

---

[1]) Neue dörptsche Zeitung 1881. Sep.-Abdr.

[2]) Die chemische Ursache des Lebens theoretisch und experimentell nachgewiesen von O. Loew und Th. Bokorny, München 1881. S. auch Pflüger's Archiv XXV, S. 105.

dass der protoplasmatische Wandbeleg sich bei Zusatz von wasserentziehenden Mitteln nicht mehr als geschlossener Sack von der Wand der Zelle zurück zieht. Der Zellkern zeigt in diesem Stadium, das in einigen Markstrahlen bis zum 25. Jahresringe andauert, noch vollkommen die Struktur lebender Kerne, auch hat eine Verminderung der Chromatinkörnchen nicht stattgefunden, weshalb derselbe sich noch intensiv färbt. Schliesslich aber nimmt auch der Nucleus an der Desorganisation theil. Ein allmähliges Undeutlichwerden und Verschwinden der Chromatinkörnchen bildet den ersten wahrnehmbaren Schritt derselben. Während dieses Vorganges tritt eine merkliche Grössenzu- oder -abnahme, oder innere Vacuolenbildung nicht ein, doch nehmen die Kerne meist eine Kugelform an. Noch vermag der völlig homogen gewordene Zellkern in geringem Grade Farbstoffe einzulagern; sobald aber im umgebenden Zellinhalt gelbe bis gelbbraune Flecken, von einer beginnenden Harzbildung herrührend, auftreten, verliert er diese Fähigkeit und wird schliesslich missfarbig braun. Die Kernmembran tritt dann nicht mehr deutlich hervor, trotzdem aber sind die Kerne scharf gegen den übrigen Inhalt abgegrenzt und ohne Erhärtung oder Tinktion im Kernholz wahrnehmbar. Die homogenen braunen Kernleichen behalten entweder die Gestalt und die glatten Contouren der lebenden Kerne durch das ganze Kernholz, oder sie werden unregelmässig zackig und kleiner und zerfallen auch wohl zuweilen in kleine Theilstückchen, die sich dann in dem gelbbraunen Zellinhalt der Beobachtung entziehen. Dabei kann man beobachten, wie an dem unregelmässigen zackigen Kern ein Tröpfchen fetten Oeles von unbekannter Natur auftritt, welches sich mit dem Kleinerwerden des Kernes vergrössert. Ob hier zwischen beiden eine nähere Beziehung existirt und das Tröpfchen vielleicht ein Produkt der Zersetzung des Kernes ist, oder ob ein bloss zufälliges Zusammentreffen vorliegt, konnte nicht festgestellt werden. Uebrigens treten auch im umgebenden Zellinhalt, sobald sich dieser zu bräunen beginnt, ähnliche Tröpfchen auf.

Bis ungefähr zum 40. Jahresringe erhalten sich die kugeligen oder ausgezackten Kernleichen in den meisten Markstrahlzellen, in älteren Zellen zerfallen sie vielfach, doch kann man sie noch mit Leichtigkeit in regelmässigen und unregelmässigen Gestalten im 114. Jahresringe auffinden. —

In Schnitten aus dem Kernholz, namentlich aus Stellen, die sich durch eine etwas hellere Farbe vor ihrer Umgebung abheben,

finden sich hin und wieder Markstrahlzellen, die noch reichlich Stärke enthalten. Derartige Zellen zeigen zwar vielfach in den gelben Harzeinlagerungen deutliche Spuren der Desorganisation, zuweilen aber fehlen ihnen diese vollständig, sie enthalten dann nur eine grosse Menge normaler d. h. nicht corrodirter Stärkekörner und machen so ganz den Eindruck lebendiger Zellen. Auf dieselben machte zuerst Hartig[1]) aufmerksam. Er fand sie *„im gesunden Kernholz, selbst im gesunden Mark alter Bäume“* und glaubte, dass die Stärke in ihnen alljährlich aufgelöst und wieder neu gebildet würde, und dass das Kernholz noch ebenso lebensthätig sei als der Splint. Diesen Ausführungen trat Sanio[2]) entgegen; er verwarf die Annahme eines lebensthätigen Kernholzes und bestritt überhaupt das Vorkommen von Stärke in demselben. Gris[3]) endlich, der isolirte stärkeführende Zellen im Kernholz der Eiche fand, erkannte die wahre Natur jener und sagte von denselben: *„Les granules amylacés que ces cellules renferment ne sont pas nécessairement de nouvelle formation; ils peuvent avoir été sécrétés depuis longtemps et avoir échappé par une circonstance quelconque au phénomène de la résorption.“*

Dass bei allen diesen Vorkommnissen nicht von lebenden Zellen, denn nur in solchen könnte die Auflösung und Neubildung der Stärke vor sich gehen, die Rede sein kann, ergiebt sich schon aus der vollständig isolirten Stellung jener Zellen, die rings von abgestorbenen Elementen umgeben sind, dann aber auch aus dem gänzlichen Fehlen eines lebenden Protoplasmakörpers und tingirbaren Kernes. Es sind eben abgestorbene Zellen, deren Stärkegehalt, wie Gris richtig bemerkt, beim Uebergang des Splintes in Kernholz durch irgend einen Umstand der Auflösung entgangen ist. Vielleicht könnte man sich ihr Vorkommen folgendermaassen erklären: Beim Uebergang des Splintes in Kernholz sterben die Zellen gewöhnlich nicht plötzlich ab, sondern verlieren nur ganz allmählig ihren Protoplasmaleib und mit ihm die Fähigkeit der Stärkeaufspeicherung, wofür der Umstand spricht, dass nach dem Kernholz hin der Stärkegehalt nach und nach geringer wird. Verschiedene Markstrahlzellen aber sterben an jener Grenze ganz plötzlich ab; dies kann zu jeder Jahreszeit, im Sommer sowohl, als auch im Winter geschehen. Ist das letztere der Fall, sterben also die noch reichlich mit Stärke gefüllten Zellen während des

[1]) Bot. Zeitung 1859, p. 111.
[2]) Bot. Zeitung 1860.
[3]) l. c. p. 606.

Winters ab, so kann die in ihnen enthaltene Stärke im Frühjahr, wegen des mangelnden Protoplasmas und der eiweissartigen stärkeumbildenden Fermente, nicht mehr aufgelöst werden, und so entstehen die isolirten stärkeführenden Zellen im Kernholz. Für die Annahme eines plötzlichen Absterbens jener Zellen scheint mir auch noch der Umstand zu sprechen, dass in allen jenen Zellen sich keine braunen Kernleichen nachweisen lassen, was seinen Grund nur in einem etwas abweichenden Desorganisationsverlauf der Kerne haben kann. Das Absterben erfolgt wahrscheinlich, wie bei dem Uebergang der Cambiumzellen in Tracheiden in der Weise, dass der Kern seiner Membran verlustig geht und in kleine Theilstückchen zerfällt, die sich der Beobachtung entziehen.

Nach dem Mark zu kommen Stärkezellen seltener vor als in der Nähe des Splintes, sie haben in dem alten Kernholz eine Umwandlung in braune Harzmasse erfahren.

Die Wurzeln von Taxus baccata zeigten ganz die nämlichen Verhältnisse wie Stamm und Aeste, sowohl was innere Struktur der lebenden und todten Kerne, als auch was die Zeit des Absterbens derselben und die Stärkeablagerung in den Zellen anbetrifft. —

An Taxus schliessen sich ihrer systematischen Stellung nach an Cephalotaxus und Ginkgo. Von beiden wurden nur jüngere Aeste untersucht.

Cephalotaxus drupacca unterscheidet sich von Taxus anatomisch besonders durch die verhältnissmässig reichliche Ausbildung echten stärkeführenden Holzparenchyms, welches aus langgestreckten Zellen besteht. Die Kerne in den Markstrahlzellen gleichen in Gestalt, Grösse und innerer Struktur vollständig den Taxuskernen. Das Holzparenchym, das nach der Tinktion Nuclei eben so deutlich erkennen lässt wie die Markstrahlen, zeichnet sich durch Kernformen aus, die, der Gestalt der Zelle angemessen, bedeutend in die Länge ausgezogen sind, oder zuweilen vollständig den radialen Durchmesser der Zelle ausfüllen, wobei sie die etwaigen Unregelmässigkeiten der Zellwände annehmen.

Ginkgo biloba besitzt um ein Beträchtliches kleinere kugelige oder ellipsoidische Kerne, die auch nicht sehr reich an tingirbarer Substanz sind.

2. Abietineae.

Pinus silvestris.

Die stärkeführenden Elemente des Kieferholzes vertheilen sich auf das Markstrahl- und das die Harzgänge als Epithel auskleidende Parenchym, letzteres mit ausserordentlich dünnen Scheidewänden. Die Zellkerne, welche bei der Tinktion ungemein scharf hervortreten, haben in beiden Formen des Parenchyms eine gleiche Ausbildung erfahren, sie liegen fast stets central in der Zelle, erreichen oder übertreffen an Grösse die Taxuskerne, sind meist von kugeliger, flachscheibenförmiger oder ellipsoidischer Gestalt und erscheinen durch Ausbildung zahlreicher kleiner Chromatinkörnchen fein granulirt. Ein etwas grösseres Körnchen tritt als Nucleolus zuweilen deutlich hervor, ist aber meist durch überliegende Chromatinkörnchen verdeckt. In den langprismatischen Zellen des Cambiums haben die Kerne eine ellipsoidische oder scheibenförmige Gestalt, in den angrenzenden langen englumigen Bastzellen hingegen sind sie ausserordentlich längsgestreckt und unregelmässig stäbchen- oder wurmförmig. Im letzteren Falle füllen sie den grössten Theil des Zelllumens allein aus. Die langgestreckten Kernformen zeigen neben einer feinen Granulirung immer zwei scharf hervortretende Nucleolen. Die an das Cambium angrenzenden Jungholzzellen sterben sehr bald ab, und zwar schreitet die Desorganisation mit der Verholzung vorwärts. Mit dem Protoplasma verschwindet auch der Zellkern, ohne eine Spur einer braunen Kernleiche in den Tracheiden zurückzulassen. — Um festzustellen, bis zu welchem Jahre der Kern in den stärkeführenden Zellen seine Lebensfähigkeit bewahrt, wurden Scheiben eines Stammes von 51 Jahren und eines Astes von 47 Jahren untersucht. In beiden Fällen hatte sich noch kein dunkelgefärbtes Kernholz gebildet. Die Markstrahlen zeigen insofern eine ganz eigenthümliche aber constante Erscheinung, als ihre äussersten Zellreihen, d. h. die oberste und unterste eines jeden Markstrahles, schon im jüngsten Jahresringe Protoplasma und Zellkern und mithin auch die Fähigkeit der Stärkeablagerung vollständig verlieren. Die Reservestoffe werden stets nur in den mittleren Zellreihen der Markstrahlen aufgespeichert, und nur in diesen Zellen lässt sich ein contrahirbarer Protoplasmaleib und neben zahlreichen Stärkekörnchen ein grosser lebhaft tingirbarer Kern bis

zum 35. Jahresringe nachweisen. Ein eben so hohes Lebensalter erreichen die stärkeführenden Parenchymzellen, welche die Harzgänge umkleiden. Während des Zeitraumes von 35 Jahren haben die Kerne eine mikroskopisch wahrnehmbare Veränderung nicht erlitten. Selbst die ältesten färben sich noch ganz intensiv, es hat weder eine Verminderung noch eine Vermehrung der tingirbaren Substanz stattgefunden, auch sind dieselben noch scharf durch eine doppelt contourirte Kernmembran gegen den übrigen Zellinhalt abgegrenzt.

Vom 35.—40. Jahresringe sterben die Zellen ab. Der Protoplasmaleib wird allmählig dünner und zieht sich bei Einwirkung von wasserentziehenden Mitteln nicht mehr von der Wand der Zelle zurück. Die Stärke wird nur noch in einzelnen Körnchen und schliesslich gar nicht mehr abgelagert. Zuletzt aber ergreift auch den Zellkern die Desorganisation, die hier jedoch wesentlich anders verläuft als bei Taxus. Der Kern wird nämlich nicht homogen, sondern verliert zunächst seine Kernmembran; ob dieses nun durch eine langsame Auflösung von aussen her geschieht, oder ob durch eine Aufquellung des Kernes die Membran platzt, konnte ich nicht feststellen. Die frei gewordenen Chromatinkörnchen färben sich noch eine Zeit lang, verschwinden aber sehr bald vollständig. Jene homogenen braunen Kernleichen, die bei Taxus sich durch das ganze Kernholz finden, treten also hier nicht auf. —

Wie Pinus silvestris verhielten sich auch die untersuchten jüngeren Aeste von P. Pinaster, P. Mughus und P. Jeffreyi. —

Picea excelsa.

Bei Picea excelsa tritt zu den stärkeführenden Elementen der vorigen Art noch echtes Holzparenchym hinzu, das wie jene in allen Zellen einen grossen, nach der Tinktion ungemein scharf hervortretenden Nucleus von kugeliger oder ellipsoidischer Gestalt und reichem körnigem Inhalt aufweist. Einige Zellen der Markstrahlen, oder auch des Holzparenchyms, die besonders reichlich mit Stärke angefüllt sind, besitzen, abweichend vom allgemeinen Typus, einen langgestreckten Kern mit unregelmässig eingebuchteten und stumpfzackigen Contouren, die noch schärfer hervortreten, wenn man die Stärkekörner in warmem Wasser auflöst, durch welches Verfahren die erhärteten Kerne keine Veränderung erleiden. Die Ursache dieser unregelmässigen Begrenzung kann nur

in einer Einwirkung der Stärkekörnchen gesucht werden. Dieselben werden in so grosser Anzahl in der Zelle angelegt, dass sie bei ihrem Wachsthume nicht allein das Lumen derselben vollständig ausfüllen, sondern sich sogar aus Mangel an Raum in die weiche Masse des Kernes eindrücken und auf dessen Oberfläche Erhöhungen und Vertiefungen erzeugen, die jedoch nie scharfeckig sind, sondern stets nur geschweifte Umrisse erkennen lassen. Der in eine unregelmässige Form gepresste Kern nimmt seine ursprüngliche regelmässige Gestalt wieder an, sobald das ihn beengende Hindernis schwindet, d. h. sobald im Frühjahr die Stärke aufgelöst wird.

In einer Scheibe aus einem 61 Jahre alten Stamme konnte ich bis zum 32. Jahresringe in den stärkeführenden Zellen einen contrahirbaren Protoplasmaleib und normale tingirbare Kerne nachweisen. Im 33. Jahresringe begann die Desorganisation, die sich auch hier zuerst durch das Aufhören der Plasmacontraktion kundgab. Vom 33.—36. Jahresringe traf ich die Kerne in allen Stadien des Zerfalles, der sich wie bei Pinus abspielt; es finden sich also in älteren Zellen keine braunen Kernreste.

Abies alba.

Die Markstrahlzellen, welche neben dem Auskleidungsparenchym die hauptsächlichsten Stärkereservoirs der Tanne darstellen, sind ganz bedeutend in die Länge gestreckt und lagern während des Sommers sehr viel Stärke ab. Die Kerne in diesen Zellen lagern, im Gegensatz zu allen bis jetzt besprochenen Fällen, meist nur wenig Farbstoff ein und haben zum grössten Theil eine ausserordentlich unregelmässige Gestalt. Es kommen langstäbchen- und wurmförmige, korkzieherähnliche oder U förmig gebogene, brillenförmige und unregelmässig gelappte und gezackte Formen vor. Diese eigenthümliche Ausbildung der Kerne hat zum grössten Theil ihren Grund in dem lang andauernden Wachsthum der Markstrahlzelle in der Längsrichtung, an welchem auch der Kern theilnimmt, theilweise aber auch in dem durch eine reiche Stärkeablagerung entstehenden Raummangel, wodurch die Nuclei von den wachsenden Stärkekörnchen in mancherlei Formen gepresst werden. Vielfach werden auch die Kerne durch die Einwirkung der Stärkekörnchen aus ihrer centralen Lage gerückt und einer Wand der Zelle angedrückt, wobei sich die Unebenheiten jener am Kern abformen; oder die langgestreckten Kerne, die ursprüng-

lich parallel der Längswand der Zelle gerichtet sind, werden in eine schiefe Lage verschoben. Zuweilen machen sie den Eindruck einer sich vorbereitenden Theilung vermittelst Durchschnürung. Aber obwohl ich Kerne beobachtete, welche die Form einer 8 angenommen hatten, deren beide Theile nur noch durch eine ganz schmale Verbindungsbrücke mit einander zusammenhingen, so gelang es mir trotz eifrigen Suchens doch nicht, Zellen mit 2 oder mehreren Kernen aufzufinden. Ich nehme deshalb an, dass diese Figuren mit einer Kernvermehrung nicht zusammenhängen, sondern Produkte der Einwirkung von Stärkekörnchen darstellen und im Frühjahr wieder verschwinden.

Die Zellen des Umkleidungsparenchyms, sowie die der Cambiumregion und manche kurzen Markstrahlzellen besitzen kugelige Kerne, die sich bedeutend intensiver färben, als die langgestreckten Formen.

Für die innere Struktur folgt aus diesen letzten Angaben, dass die langgestreckten Kerne mit der bedeutenden Massenzunahme ihrer Grundsubstanz eine gleiche Vermehrung der Chromatinkörnchen nicht erfahren haben. Es scheint vielmehr häufig sogar eine Abnahme der tingirbaren Substanz vor sich gegangen zu sein. Die Chromatinkörnchen liegen weit auseinander, selten sind sie an einem Ende des Kernes dichter angehäuft. Die meist in der Zweizahl vorhandenen kleinen, aber scharf hervortretenden Nucleolen vertheilen sich bei eingeschnürten Kernen mit den Chromatinkörnchen in beide Theilstücke. Die schmale Verbindungsstelle zwischen letzteren enthält gar keine Chromatinkörnchen, doch erleidet die Grundsubstanz und die Kernmembran an dieser Stelle keine Unterbrechung.

In einem 65 Jahre alten Stamme fanden sich bis zum 45. Jahresringe in Markstrahl- und Umkleidungsparenchym Zellen, welche reichliche Stärkeeinschlüsse und bei geeigneter Behandlung lebhafte Contraktionserscheinungen des Protoplasmas zeigten. Vom 45.—50. Jahresringe wurde der Stärkegehalt in den Zellen allmählig geringer und hörte endlich ganz auf. Hand in Hand mit der Stärkeabnahme ging die Desorganisation der Zelle, die sich auch hier zuerst durch das Aufhören der Contraktion des Protoplasmas kundgab. Doch fanden sich bis zum 48. Jahresringe noch tingirbare Kerne, die eigenthümlicher Weise sämmtlich eine regelmässig kugelige oder ellipsoidische Gestalt besassen und sich ausserordentlich intensiv färbten, so dass sie, auch in der übrigen Struktur, den Kernen der Cambiumregion vollständig glichen. Das Ab-

sterben der Kerne ging auf zweierlei Weise vor sich. Entweder verlor der Kern zunächst seine Membran und zerfiel in winzige Theilchen, oder er behielt dieselbe und wurde durch die Auflösung der Chromatinkörnchen in der Grundmasse zu einer homogenen braunen Masse, die jedoch auch sehr bald zackige Umrisse erhielt und zerfiel. Vom 51. Jahresringe an fanden sich keine Kernreste mehr.

Von zwei anderen untersuchten Arten der Gattung Abies, nämlich Abies cephalonia und A. Nordmannia besass die erstere in ihren dick mit Stärke angefüllten Markstrahlzellen unregelmässig langgestreckte Kerne, welche deutlich Eindrücke von Stärkekörnern zeigten. Die Zellen des Holzparenchyms dagegen, und in jungen Aesten auch die Zellen des Markes, enthielten einen regelmässig ellipsoidischen Kern. Abies Nordmannia hatte nur wenig Stärke in den Markstrahlzellen und in dem Holzparenchym abgelagert. Die centralgelagerten Zellkerne waren infolge dessen auch vollkommen regelmässig kugelig oder ellipsoidisch.

Die grossen Zellkerne von Larix europaeus und L. Griffithii zeigen bei reichlichem Stärkegehalt der Markstrahl- und Holzparenchymzellen unregelmässige Contouren, die jedoch nach dem Auflösen der Stärke im Frühjahr nicht mehr zu beobachten sind. Die Kerne nehmen dann ihre ursprüngliche kugelige oder ellipsoidische Form wieder an.

3. Araucarieae.

Auraucaria imbricata.

In den langen englumigen Jungbastzellen sind die Kerne von stäbchenförmiger oder unregelmässig gekrümmter Gestalt und füllen den grössten Theil des Zelllumens aus. Doch sind sie scharf umschrieben und zeigen zahlreiche, dicht aneinander liegende und sich intensiv färbende Chromatinkörnchen und meist zwei etwas grössere Nucleolen, die sich aber nicht so intensiv färben wie jene und zuweilen von einem farblosen stark lichtbrechenden Hofe umgeben sind und dadurch leicht in die Augen fallen. In den Zellen des Cambiums und in den kurzen Markstrahlzellen des Holzes und Bastes finden sich regelmässig kugelige oder wenig ellipsoidische Formen, in denen die Nucleolen nur selten deutlich hervortreten. Auch die Markzellen zeigen in jungen Aesten runde oder ellipsoidische Kerne, die in Gestalt und Struktur vollständig denen der Markstrahlzellen gleichen.

4. Cuninghamieae.

Wellingtonia gigantea.

Wenn wir bei unserer Betrachtung auch hier wieder von den jüngsten Elementen ausgehen, so treffen wir in der Cambiumregion zuerst stäbchen- oder scheibenförmige Kerne, die im Bast in jene bekannten wurmförmigen Gestalten übergehen, nach dem Holze zu aber mit der Ausbildung der Tracheiden absterben, ohne Reste zu hinterlassen. Die Markstrahlzellen des Holzes und Bastes und die langen englumigen Holzparenchymzellen schliessen meist einen langspindel- oder stäbchenförmigen Kern ein, der bei reichlicher Reservestoffablagerung vielfach durch Stärkeeindrücke unregelmässig wird. Auch kann man zuweilen kugelige Formen mit gebuchteten Umrissen wahrnehmen. In den intensiv sich färbenden Kernen gelangt nur selten ein Nucleolus zur Beobachtung.

Die untersuchten Zweige von Cuninghamia sinensis hatten in den Markstrahlen und in den langen englumigen Holzparenchymzellen wenig Stärke abgelagert. In den Zellen der ersteren waren die Kerne von kugeliger oder ellipsoidischer, in letzteren von stäbchenförmiger Gestalt. Beide Formen zeigten regelmässige glatte Umrisse.

5. Cupressineae.

Die untersuchten Arten der Juniperinae, J. Sabina, J. nana und J. virginiana zeigen sämmtlich die grossen grobgranulirten Zellkerne der vorigen Arten. Auch hier passt sich die Gestalt des Nucleus der Form und dem Stärkegehalt der Zelle an. So sind die Kerne in den langen Zellen der Cambiumregion und in den engen Holzparenchymzellen stets langgestreckt, zuweilen unregelmässig. Vollkommen kugelige Gestalten sind auch in den Markstrahlzellen selten. Stärkeeindrücke konnte ich, da Reservestoffe wenig abgelagert waren, seltener beobachten. Betreffs der Tinktion ist zu erwähnen, dass die Kerne von J. Sabina ein von den übrigen abweichendes Verhalten zeigen; während nämlich diese sich rasch und intensiv färben, vermögen jene nur äusserst langsam und spärlich Farbstoffe einzulagern.

Von den Thujopsideen wurden Biota tatarica und Thuja occidentalis untersucht. Thuja hatte nur wenig Stärke in den Markstrahlzellen, etwas mehr in dem Holzparenchym auf-

gespeichert. Die Kerne besassen meist eine regelmässig kugelige oder eine ellipsoidische Gestalt. Anders lagen die Verhältnisse bei Biota. Reiche Stärkeablagerung hatte hier eine unregelmässige Gestaltung der Kerne zur Folge gehabt. Neben langgestreckten und wurmförmig gekrümmten Formen fanden sich unregelmässig kugelige, mit gezackten und gelappten Umrissen, oder ganz unregelmässig verdrückte Kerne, welch letztere gewöhnlich einer Wand der Zelle anlagen. Die Tinktion war vielfach eine ungleichmässige, indem ein Ende des Nucleus, das gewöhnlich zu einer längeren Spitze ausgezogen war, sich bedeutend intensiver färbte, als die übrige Masse. Namentlich waren die Kerne der Markstrahlzellen mit dieser Ungleichmässigkeit in der Farbstoffeinlagerung behaftet, während diejenigen der langen englumigen Holzparenchymzellen sich gleichmässig tingirten. Ein grösserer kugeliger Nucleolus ist meist vorhanden, doch tritt derselbe nicht immer scharf aus den umgebenden Körnchen hervor.

Die untersuchten Cupressineen im engeren Sinne, Chamaecyparis obtusa und Ch. pisifera enthalten in Markstrahl- und Holzparenchymzellen grosse lebhaft tingirbare Kerne von kugeliger oder ellipsoidischer Gestalt mit einem deutlich hervortretenden homogenen Nucleolus.

Anhang.

Die Gnetaceen.

Die Zellkerne der Gnetaceen unterscheiden sich in Grösse, Gestalt und innerer Struktur nicht von denen der Coniferen. Es finden sich in den stärkeführenden Zellen von Ephedra helvetica grosse kugelige oder ellipsoidische Kerne, welche, von einer doppelt contourirten Kernmembran begrenzt, zahllose kleine lebhaft tingirbare Chromatinkörnchen, wohl auch einen oder mehrere Nucleolen, die aber selten hervortreten, enthalten. Die Jungbastregion zeichnet sich auch hier durch besonders lange wurmförmig gekrümmte Kerne aus.

II. Die dicotylen Hölzer.

Die dicotylen Hölzer, die im Frühjahr zur Bildung ihrer mächtigen Laubkrone eine ausserordentlich grosse Menge von Reservestoffen nöthig haben, bedürfen natürlich auch während des Winters ausgedehnter Behälter für dieselben. Dementsprechend finden wir bei ihnen die stärkeführenden Zellen in einer ganz ausserordentlichen Reichhaltigkeit entwickelt. Die Markstrahlen haben an Höhe und Breite bedeutend zugenommen, das Holzparenchym bildet auf Radialschnitten breite Bänder, und auch die Holzfasern nehmen als „Faserzellen" und „gefächerte Faserzellen" an der Funktion des Parenchyms theil und speichern während des Sommers reichlich Stärke auf. Ueber das Verhalten der Zellkerne in diesen stärkeführenden Zellen sollen die folgenden Untersuchungen, die nach der systematischen Stellung der einzelnen Hölzer aufgeführt sind, Aufschluss geben.

1. Moreae.

Morus alba.

Die stärkeführenden Elemente beschränken sich auf die Markstrahlen und auf das Holzparenchym, letzteres als dicker Mantel die Gefässe umgebend und auf Radialschnitten breite Stränge bildend. Im Winter sind beide Formen ganz mit Stärkekörnchen vollgepfropft, doch sucht man in ihnen vergebens nach den grossen lebhaft tingirbaren Kernen, wie sie so ausgezeichnet bei den Coniferen uns entgegen traten. Die Zellen scheinen auf den ersten Blick sämmtlich kernlos zu sein, und nur eine sorgfältige Untersuchung lässt uns in einigen Zellen einen Nucleus wahrnehmen, der, meist kaum von der Grösse eines Stärkekörnchens, nur ganz blass gefärbt erscheint und in den meisten Fällen durch aufgelagerte Stärke verdeckt ist. Erst wenn man letztere in heissem

Wasser oder Speichel auflöst, kommt der Kern in allen Zellen zum Vorschein. Derselbe ist entweder von regelmässig kugeliger Gestalt, oder zeigt unebene stumpfzackige Umrisse. Langgestreckte Kernformen kommen in den oft ziemlich langen Markstrahl- und Holzparenchymzellen, oder auch in den langen Cambium- und Jungbastzellen gar nicht vor. Bei sehr starker Vergrösserung kann man am Nucleus eine Kernmembran und ein Kernkörperchen, zuweilen auch eine feine Granulirung beobachten.

In einem 6 Jahre alten Aste fand sich der Kern in allen stärkeführenden Zellen bis in das Mark hinein, ohne, auch in den Zellen des Markes nicht, eine Aenderung seiner Struktur oder seines Tinktionsvermögens zu erfahren. In einem 20jährigen Aste waren die Zellen bis zum 7. Jahresringe reichlich mit Stärke angefüllt und liessen bei geeigneter Behandlung einen contrahirbaren Protoplasmaleib und einen normalen tingirbaren Kern erkennen. Im 8. Jahresringe stellte sich in der allmählichen Abnahme der Stärke das erste Anzeichen einer beginnenden Desorganisation ein. Der protoplasmatische Wandbeleg konnte nun auch durch wasserentziehende Mittel nicht mehr von der Zellwand abgelöst werden. Schliesslich starb auch der Nucleus ab, indem er zunächst seine Granulirung einbüsste, dann sein Tinktionsvermögen verlor und endlich zu einer homogenen braunen Masse erstarrte, an welcher eine gesonderte Kernmembran nicht mehr hervortrat. In einigen Fällen zerfiel der Kern, ohne seine Granulirung zu verlieren in kleine Theilchen, die sehr bald nicht mehr nachweisbar waren. Dabei schien der Auflösung der Kernmembran eine Auflockerung und Vergrösserung des ganzen Kernes vorausgegangen zu sein. Die braunen Kernleichen lagen im Kernholz in einer gelben Harzmasse, die mitunter auch Stärkekörnchen umschloss, und reichten häufig bis zum Mark. —

2. Ulmaceae.

Ulmus effusa.

Ein 28 Jahre alter Ast besass bis zum 14. Jahresringe stärkeführende Markstrahl- und Holzparenchymzellen mit lebendem Protoplasmaleib und tingirbarem Kern, welch letzterer, wie der der vorigen Art, klein und von kugeliger oder unregelmässig ellipsoidischer Gestalt ist und nur wenig Farbstoff einlagert. Braune Kernreste finden sich im Kernholz selten.

3. Betulaceae.

Betula alba.

In einem 15 Jahresringe zählenden Aste waren die Zellen der Markstrahlen und des Holzparenchyms von der Rinde bis zum Mark dicht mit Reservestoffen erfüllt. Die stark verdickten Zellen des Markes enthielten keine Stärke mehr. Die Nuclei sind in allen diesen Zellen nach der Tinktion mit Hämatoxylin leicht zu beobachten, obgleich sie nur langsam und in nicht sehr reichem Maasse Farbstoffe einlagern. Sie sind etwas grösser als die der vorbeschriebenen Arten und meist von unregelmässig spindelförmiger, oder hin und wieder auch von kugeliger Gestalt. Nicht immer liegt der Kern central, sondern vielfach irgend einer Wand der Zelle an. Zuweilen finden sich langgestreckte Formen, deren Längsrichtung nicht mehr mit der der Zelle zusammenfällt, sondern die dieselbe unter einem spitzen, ja zuweilen sogar unter einem rechten Winkel schneidet. Alle diese Verschiebungen sind ebenfalls der Einwirkung der Stärke zuzuschreiben. Ein oder zwei Nucleolen treten in den meisten Kernen hervor. Die Kerne der ältesten und die der jüngsten Jahresringe zeigen weder in Struktur noch in Tingirbarkeit irgendwelche Verschiedenheiten. Ueber die Dauer der Lebensfähigkeit der stärkeführenden Zellen konnten keine Untersuchungen angestellt werden. Gris[1]) fand in einem 39jährigen Stamme bis zum Mark reichlich Stärke abgelagert.

4. Cupuliferae.

Quercus pedunculata.

Zur Untersuchung kamen verschiedene jüngere Aeste und ein 60jähriger Stamm. Die ersteren enthielten, wenn ihr Alter 16 oder 17 Jahre nicht überschritt, in allen Markstrahl- und Holzparenchymzellen zwischen zahlreichen Stärkekörnchen einen ellipsoidischen kleinen Nucleus von einer Länge von 6 μ und einer Breite von 2,3 μ. Zuweilen war ein Ende des Kernes, oder wohl auch beide zu einer längeren Spitze ausgezogen, die vielfach nur wenig Farbstoff einlagerte. Ein Nucleolus ist seltener zu beobachten. Plasmacontraktion und tingirbare Kerne beobachtete ich in dem 60jährigen Stamme bis zum 18. Jahresringe. In älteren

---

[1]) l. c. p. 604.

Markstrahl- und Holzparenchymzellen fanden sich nur noch homogene braune Kernleichen, oder der Auflösung entgangene Stärkekörnchen.

Fagus silvatica.

Die Zellkerne der Buche unterscheiden sich in Grösse und Struktur nicht von denen der Eiche. Ihre Desorganisationszone liegt zwischen dem 15. und 20. Jahresringe. Braune Kernreste kommen in älteren Zellen nicht vor.

5. Salicineae.

Salix alba. S. elegantissima. S. Helix.

Markstrahlen, Holzparenchym und Faserzellen sind die Träger der Reservestoffe, namentlich aber dienen hier die Faserzellen in einer ganz auffallend grossen Anzahl als reichgefüllte Stärkemagazine. In einjährigen Trieben ist fast eine jede dieser Zellen mit grossen Stärkekörnern dicht erfüllt, sodass ein derartiger Zweig eine ganz unglaubliche Stärkemenge einschliesst. In dickeren Aesten sind die stärkeführenden Faserzellen auf den jüngsten oder die 2 jüngsten Jahresringe beschränkt, in älteren Theilen kommen sie nicht mehr vor. Die Weiden stehen also, was die Vertheilung der Stärke und die massenhafte Ablagerung derselben betrifft, ganz vereinzelt da.

Die Grösse, Gestalt und Tinktionskraft der Nuclei ist nicht allein bei den einzelnen Arten, sondern auch meist in den verschiedenen Zellen einer Art eine ganz verschiedene. So treten uns in den langen englumigen Zellen der stärkefreien Jungbastregion wurmförmig gekrümmte Kerne entgegen, welche reich an tingirbarer Substanz und von beträchtlicher Grösse sind, und meist einen Nucleolus enthalten. In den angrenzenden Cambium- und Markstrahlzellen finden sich central oder excentrisch gelagerte, intensiv gefärbte, grosse, kugelige oder spindel-, stäbchen- und sichelförmige Kerne, die deutlich contourirt sind und zwischen zahlreichen Chromatinkörnchen einen scharf markirten Nucleolus enthalten. Neben diesen lebhaft tingirbaren Kernen finden sich in älteren, aber noch reichlich stärkeführenden Markstrahlzellen, namentlich des 5. und 6. Jahresringes Nuclei von vollkommener Kugelgestalt, die nur äusserst wenig Farbstoffe einlagern und auch bei sehr starker Vergrösserung homogen erscheinen. Sie sind die ersten Anzeichen einer beginnenden Desorganisation der Markstrahlzellen, die im 7. Jahresringe durch

das Verschwinden der Stärke und durch das Auftreten brauner Kernleichen und gelber Harzflecke deutlicher zu Tage tritt.

Die Kerne in den englumigen Holzparenchym- und Faserzellen kommen vielfach erst nach dem Auflösen der Stärkekörnchen in diesen Zellen zum Vorschein. Sie haben meist eine unregelmässige, oft nicht einmal scharf contourirte Gestalt und vermögen nur in ganz geringen Mengen Farbstoff einzulagern. Ausser einem Nucleolus sind nur selten Chromatinkörnchen wahrzunehmen. Es gleichen also diese Kerne ganz jenen im Absterben begriffenen der älteren Markstrahlzellen, auch sie sind, trotz der Nähe des Cambiums, schon desorganisirt und sterben im 2. Jahresringe vollständig ab, ohne braune Kernreste zu hinterlassen.

Bei den Weiden tritt uns also ein höchst eigenthümliches Verhalten der stärkeführenden Zellen entgegen. Während bei allen bis jezt beschriebenen Hölzern dieselben ihre Lebensfähigkeit, die sich durch die Contraktion des Protoplasmas und durch die gleichmässige Struktur des Nucleus documentirte, bis zu einer bestimmten Zone in allen Zellen unverändert beibehielten, so tritt uns hier der Fall entgegen, dass das Absterben der einen Zellform schon im ersten oder zweiten Jahresringe, das der anderen aber erst viel später beginnt, sodass in einer gleich alten Zone des Astes oder Stammes intensiv violett gefärbte Kerne neben solchen mit nur ganz wenig tingirbarem Inhalt vorkommen.

Populus alba und P. dilatata. In den nur spärlich mit feinkörniger Stärke und grösseren Tropfen fetten Oeles angefüllten grossen Markstrahlzellen finden sich bis zum 10. Jahresringe kleine regelmässig kugelige oder ellipsoidische Zellkerne, die sich gleichmässig aber nicht sehr lebhaft färben. Im Kernholz sind braune Kernleichen von unregelmässiger Gestalt wahrzunehmen.

6. Loranthaceae.

Viscum album.

Das Holz der Mistel besteht, wie Sanio[1]) zuerst nachgewiesen, aus getüpfelten Gefässen, Holzparenchym und bastähnlichen Holzzellen, neben Ring- und Spiralgefässen in der Markkrone. Die getüpfelten Gefässe werden durch Zellen gebildet, die den gewöhnlichen Parenchymzellen sehr ähnlich gestaltet sind, in Längsreihen über einander liegen und durch grosse Poren mit

---

[1]) l. c. S. 56.

einander in Communication stehen. Die Holzparenchymzellen, die einen beträchtlichen Theil des Holzkörpers darstellen und bei der Tinktion mit Hämatoxylin, dadurch dass ihr Protoplasma diesen Farbstoff einlagert, sich scharf von den inhaltlosen Gefässzellen abheben, speichern während des Sommers nur sehr wenig Stärke auf, was sich einestheils aus dem geringen Bedarf an Reservestoffen im Frühjahre, anderntheils aber aus der reichen Entwicklung des Holzparenchyms leicht erklärt. Die Nuclei in diesen Zellen übertreffen an Grösse und Masse nicht allein die der untersuchten dicotylen Hölzer, sondern auch die der Coniferen um ein Beträchtliches. Sie haben eine Länge von 25,5 μ und eine Breite von 9 μ. Ausser den ellipsoidischen kommen auch noch kugelige und langgestreckte Gestalten vor, stets aber haben dieselben glatte Umrisse. Nur in einigen englumigen Zellen, in denen der Nucleus das Zelllumen in radialer Richtung vollständig ausfüllte, fand ich denselben unregelmässig; und zwar einmal einseitig eingeschnürt durch ein Stärkekörnchen, das sich zwischen Zellwand und Kern entwickelt hatte, in einem anderen Falle durch Unebenheiten der Zellwand unregelmässig ausgebuchtet. Die Kerne sind sehr reich an tingirbarer Substanz, sie färben sich bei Behandlung mit Hämatoxylin so tief violett, dass von innerer Struktur gewöhnlich gar nichts zu sehen ist. An nicht oder nur schwach gefärbten Kernen kann man leicht die ausserordentliche Menge Chromatinkörnchen wahrnehmen, die, dicht gedrängt an einander liegend, den grössten Theil der Masse des Kernes darstellen. Die Nucleolen, die in der Zweizahl vorhanden und von der Grösse eines Stärkekorns der Mistel sind, werden meist von den Chromatinkörnchen verdeckt. Die deutlich als doppelt contourirte Schicht wahrzunehmende Kernmembran fand ich an den Kernen einiger älteren Zellen einige Male einseitig oder auch vollständig aufgelöst; in letzterem Falle kam ein unregelmässiger, mehr oder weniger aus einander gerissener Haufe noch intensiv gefärbter Chromatinkörnchen zur Beobachtung. Ausser der Kernmembran war der Nucleus zuweilen von einer dickeren, ausserordentlich stark lichtbrechenden, aber nicht tingirbaren Schicht umgeben. Eine einzige Parenchymzelle zeigte 2 Kerne, die etwas kleiner als die übrigen, aber reich an körnigem Inhalt waren.

Wesentlich verschieden von den Zellkernen der Parenchymzellen sind diejenigen in den „bastähnlichen Holzzellen." Dieselben sind langgestreckt wurmförmig, meist arm an tingirbarer Substanz, doch mit deutlicher Kernmembran und zwei scharf her-

vortretenden Nucleolen, die an beiden Enden des Kernes liegen. Aehnlich gestaltete Kerngebilde finden sich noch in der Bastregion, wo sie häufig das enge Lumen starkverdickter Zellen zum grossen Theile ausfüllen. Die weitlumigen Zellen des Bastes haben, wie die Holzparenchymzellen, grosse kugelige oder ellipsoidische Kerne, die zuweilen den Raum mit einer grösseren Krystalldruse theilen.

Das Absterben der Nuclei geht meist in der Weise vor sich, dass dieselben zuerst die Fähigkeit der Farbstoffeinlagerung verlieren und ein gelbbraunes Aussehen bekommen. Dann erst erfolgt das Kleinerwerden und schliessliche Verschwinden der Chromatinkörnchen, wobei der Nucleus, der am längsten der Auflösung widersteht, überall deutlich zur Beobachtung gelangt. Wie lange sich die Kerne in diesem Stadium erhalten, konnte nicht festgestellt werden.

Von den weiteren Untersuchungen greife ich nur noch einige heraus, die eine etwas eingehendere Besprechung verlangen. An erster Stelle möchte ich hier

Staphylea pinnata erwähnen, welche in ihren stärkeführenden Zellen Kerne besitzt, die im Winter durch die Einwirkung der wachsenden Stärkekörnchen die wunderbarsten unregelmässigen Formen annehmen. Da zeigen sich in den mit Stärke ganz vollgepfropften Markstrahl- und Holzparenchymzellen gezackte, ausgebuchtete, stäbchen- und keulenförmige, oder sogar dreistrahlige Gestalten mit angeschwollenen Enden, und nur sehr selten tritt uns ein regelmässig kugeliger oder ellipsoidischer Nucleus, wie er sich im Frühjahr und Sommer in fast allen Zellen findet, entgegen. Dass jene Kerne nicht etwa durch übergelagerte Stärkekörnchen nur scheinbar unregelmässig gestaltet sind, kann man leicht feststellen, wenn man die Stärke in erhärteten Präparaten auflöst, dann treten die unregelmässigen Umrisse der Kerne scharf hervor. Die Nuclei liegen nicht immer central in der Zelle, sondern sind häufig durch die Stärke einer Längswand angedrückt, deren Unebenheiten sich dann an dem langgedrückten Kern abformen. Auch in den unregelmässigsten Kernen sind Chromatinkörnchen und ein Nucleolus, den zuweilen ein heller Hof umgiebt, nachweisbar. Im 8. Jahresringe sterben die Kerne ab.

Bemerkenswerth ist endlich noch Sorbus torminalis durch die ausserordentlich lange andauernde Lebensfähigkeit seiner stärkeführenden Zellen. Ich beobachtete an einem Anfang Juni gefäll-

ten, und noch keine oder nur ganz wenig Stärke enthaltenden Stamme lebhaft tingirbare Kerne in Markstrahl- und Holzparenchymzellen vom jüngsten bis zum 85. Jahresringe. Die ältesten Kerne unterscheiden sich von den jüngsten weder in der Fähigkeit der Farbstoffeinlagerung, noch in der inneren Struktur. Sie haben sämmtlich eine kleine ellipsoidische Gestalt und lassen eine Kernmembran und neben einem grösseren Nucleolus auch kleine Chromatinkörnchen erkennen. Das Protoplasma zeigt in diesen alten Zellen nur selten bei Zusatz von wasserentziehenden Mitteln Contraktionserscheinungen. Im 87. Jahresringe ging der Splint ganz plötzlich in dunkelbraun gefärbtes Kernholz über, in welchem keine braunen Kernreste aufzufinden waren.

Ergebnisse.

Durch die vorliegenden Untersuchungen wird das Vorhandensein eines lebenden Protoplasmaleibes in allen stärkeführenden Zellen bestätigt und das constante Vorkommen eines Zellkernes in denselben nachgewiesen. Dieser Zellkern ist so zarter Natur, dass er in lebenden Zellen gar nicht sichtbar ist, sondern erst nach der Erhärtung und Tinktion zum Vorschein kommt. Seine Gestalt ist ursprünglich eine kugelige oder ellipsoidische, die jedoch durch formverändernde Einwirkungen von aussen her, namentlich durch die Zugkraft eines länger andauernden Längenwachsthums der Zelle, oder durch den Druck der massenhaft abgelagerten Stärkekörnchen dauernd oder zeitweilig unregelmässig wird. In der Grösse variiren die Nucleï ganz ausserordentlich; im Allgemeinen gilt jedoch, dass die Coniferenkerne durchschnittlich grösser sind als die der dicotylen Hölzer. Die folgende Tabelle möge eine kurze Uebersicht über die Grössenverhältnisse der verschiedenen Kerne geben, natürlich können diese Angaben nur vergleichsweise einigen Werth beanspruchen:

	Zelle		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite
Taxus	90 μ	15 μ	10,5 μ	9,0 μ
Pinus	37,5	22,5	15,0	13,5
Abies	142,5	19,5	21,0	7,5
Chamaecyparis .	111,0	9,0	16,5	4,5

	Zelle		Kern	
	Länge	Breite	Länge	Breite
Wellingtonia . .	30	15,0	13,5	7,5
Biota	45	15	14	5
Tsuga	54	19,5	8	7,5
Araucaria	82,5	18	10,5	10,4
Morus	60	10,5	4,5	3
Robinia	49,5	12,1	3	1,5
Rhus	28,5	15	4,5	3,5
Crataegus	57	13	4,5	6
Viburnum	100,5	25,5	7,5	6,5
Quercus	31	10	6	2,3
Azalea	67,5	19,5	7,5	7,5
Staphylea	33	16,5	6	4,5
Fraxinus	90	9	15	1,5
Acer	93	9	12	3
Viscum	72	16,2	25,5	9

Was endlich die innere Struktur anbetrifft, so weisen auch hierin die Kerne geringe Differenzen auf. So zeigt die bei den einen mehr bei den anderen weniger intensive Färbung quantitative Verschiedenheiten der tingirbaren Substanz an. Dieselbe wird repräsentirt durch winzige kugelige Chromatinkörnchen, die in dem ersten Falle in grosser Anzahl vorhanden sind und dicht gedrängt an einander liegen, im zweiten aber weniger zahlreich und weniger dicht gedrängt sind. Ob die Nucleoli, die in der Ein- und Zweizahl vorhanden sein können, qualitativ gleich zu stellen sind den Chromatinkörnchen, möchte ich auf Grund ihrer häufig abweichenden Tinktion und besonders auf Grund ihres Verhaltens beim Verschwinden der tingirbaren Substanz, wobei sich die Nuclei meist am längsten erhalten, bezweifeln. Eine Kernmembran ist an den meisten Kernen nachweisbar.

Dass die Kerne in den ausgewachsenen Holzzellen nicht allein lebend, sondern in manchen Fällen sogar noch theilungsfähig sind, bezeugen besonders die Kerne in den gefächerten Faserzellen. Da dieselben nach Sanio ihre queren Scheidewände erst nach der vollständigen Ausbildung und Verholzung der mütterlichen Zelle bilden, so muss der ursprünglich in der Einzahl vorhandene Kern eine mehrmalige Theilung erfahren, denn nach der Scheidewandbildung findet sich, wie bei Vitis vinifera leicht zu beobachten ist, in jedem Fach ein normal ausgebildeter Kern mit reichem körnigen Inhalt. Für das Leben der Kerne in anderen älteren Zellen

spricht besonders ihre mit den Kernen der Cambiumregion übereinstimmende Struktur. Die Kerne sind in dem Holze alter Stämme so lange unverändert anzutreffen, als noch Stärke in den Zellen zur Ablagerung gelangt. Aktives Protoplasma hingegen lässt sich bis zu demselben Zeitpunkte, wenigstens durch Contraktion, nicht immer nachweisen, es muss aber, wie die Ablagerung einzelner Stärkekörnchen lehrt, noch vorhanden sein. Wie nun die Stärke nicht überall bis zu dem gleichen Jahresringe abgelagert wird, so schwankt bei den verschiedenen Hölzern auch die Dauer der Lebensfähigkeit des Kernes ganz ausserordentlich. Während er bei der einen Art schon im ersten Jahresringe abstirbt, erreicht er bei einer anderen *(Sorbus torminalis)* ein Lebensalter von 86 Jahren[1]). — Beim Absterben braucht der Kern nicht nothwendigerweise zu verschwinden; es findet dies allerdings öfters statt und zwar in der Weise, dass der Kern seine Kernmembran einbüsst und in kleine Theilchen zerfällt, die sich bald der Beobachtung entziehen. In vielen Fällen aber zeigt sich die Desorganisation des Kernes nur in einer tiefgreifenden Veränderung der inneren Struktur. Der Kern verliert dann seine körnige Beschaffenheit und erstarrt ohne wahrnehmbare Grössenzu- oder -abnahme und ohne irgendwelche Vacuolenbildung zu einer homogenen braunen scharfumschriebenen Masse, an welcher jedoch eine doppelt contourirte Kernmembran nicht mehr hervortritt. Möglicherweise wird diese Erscheinung durch eine Harzinfiltration hervorgerufen, wenigstens sind die braunen Kernleichen nur in den Zellen anzutreffen, die eine reiche Ablagerung dieses Stoffes aufweisen. So finden sie sich in dem mit Harz innig durchtränkten dunkelbraunen Kernholz von *Taxus baccata* bis zum innersten, dem 110. Jahresringe. Die Gestalt der abgestorbenen Kerne ist in den untersuchten Fällen meist eine kugelige oder ellipsoidische, zuweilen kommen jedoch, namentlich in älterem Kernholz auch unregelmässige Formen vor, die wahrscheinlich erst nach der Erstarrung entstanden sind und sich

---

[1]) Vielleicht kommen in alten Birken, deren Holz ja nur aus Splint besteht, oder besonders in alten Palmen, bei denen die ursprünglich angelegten Zellen, da neuer Zuwachs nicht stattfindet, noch funktioniren müssen, noch viel ältere Zellkerne vor.

von den unregelmässigen Formen lebender Kerne, abgesehen von der inneren Struktur, besonders durch ihre scharfeckigen Umrisse unterscheiden.

In seinem neuesten Werke: „Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute" hat Herr Professor Strasburger, einige Untersuchungen über denselben Gegenstand veröffentlicht. Da mir jedoch das Buch erst in die Hände kam, als meine Arbeit bereits fertig vorlag, so sind jene Untersuchungen in derselben nicht berücksichtigt. —

Beiträge

zur

Morphologie der functionellen Anpassung.

Von

Dr. Wilhelm Roux,

Privatdocent an der Universität und Assistent am anatomischen Institut zu Breslau.

2.[1]) Ueber die Selbstregulation der morphologischen Länge der Skeletmuskeln.

(Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.)

A. Thatsachen.

Schon Borelli[2]) erkannte, dass ein Muskel eine Last cet. par. um so höher heben kann, je länger er selber ist. Damit war ein gewisses Verständniss der ungleichen Länge der verschiedenen Muskeln des Körpers angebahnt. Aber erst Eduard Fr. Weber[3]) wies nach, dass das Verhältniss der Grösse der Verkürzungsmöglichkeit zur maximalen Länge jedes an den Sceletttheilen befestigten Muskels für alle eingelenkigen Muskeln des Körpers fast das Gleiche sei, dass also den Muskeln eine physiologisch bestimmte Länge zukomme. Die von ihm gefundene Mittelzahl drückt sich darin aus, dass ein Muskel im Zustande seiner maximalen, von

---

[1]) Beitrag 1. „Ueber die Structur eines hochdifferenzirten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin)" findet sich nebst der allgemeinen Einleitung über die „funktionelle Anpassung" im Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte 1883.

[2]) J. A. Borelli. De motu animalium. 1685.

[3]) Ed. Fr. Weber. Ueber die Längenverhältnisse der Fleischfasern der Muskeln im Allgemeinen. Berichte über die Verhandlungen d. königl. sächs. Ges. d. Wiss. Math.-phys. Cl. 1851. p. 64—86.

den Gelenken gestatteten Dehnung etwa noch einmal so lang ist als im Zustande grösster von den Gelenken gestatteten Verkürzung oder dass ein Muskel sich um etwa 50 % seiner maximalen Länge zu verkürzen Gelegenheit habe. Die gefundenen Zahlen schwankten für eingelenkige Muskeln nur zwischen 47 und 62 % Verkürzungsgrösse.

War damit nachgewiesen, dass es eine ziemlich genau physiologisch bestimmte normale Muskellänge giebt, so war auch zugleich die Möglichkeit gegeben, nun weiterhin zu fragen, wie sich der Muskel in Bezug auf seine Länge verhält, wenn die Beweglichkeit der Gelenke sich ändert; ob er vielleicht blos die nöthigen passiven Veränderungen erfährt, oder ob eine wirkliche Regulation der Länge sich kundgiebt in der Art, dass einige Zeit nach der Aenderung der Beweglichkeit der Muskel unter vollkommener Anpassung an die neue Bewegungsgrösse wieder den früheren Verkürzungscoefficienten erlangt.

Dem Chirurgen ist es eine geläufige Erfahrung, dass die Muskeln sich in hohem Maasse an wiedererlangte oder erst nachträglich erlangte grössere Beweglichkeit der Gelenke anzupassen vermögen, dass sie nach der Operation von Ankylosen, veralteten Luxationen, Klumpfüssen etc., fähig werden, die Bewegungen in dem wünschenswerthen Maass auszuführen. Aber über die morphologischen Veränderungen, welche vielleicht dieser Anpassung zu Grunde liegen, sind nur wenige Untersuchungen angestellt worden.

A. Fick[1]) äusserte meines Wissens zuerst den Gedanken, dass die Muskeln einer wirklichen Selbstregulation ihrer Länge im Sinne des Weber'schen Gesetzes fähig seien, und er behauptete diese Selbstregulation zugleich auch für die Herstellung der normalen Muskellänge. Er nahm an, dass das durch das Weber'sche Gesetz bestimmte Verhältniss zwischen grösster und kleinster Länge „nicht im organischen Bildungsplan unmittelbar, sondern in dem Gesetz der Ernährung begründet ist.“ Dieses Ernährungsgesetz liess er von der Ausübung der Function, von der Functionsgrösse abhängig sein. Diese geniale, den Auffassungen der Zeit weit vorauseilende Idee, suchte er nun aber, gemeinsam mit Gubler, durch ein Untersuchungsmaterial zu stützen, welchem theils schon

---

[1]) A. Fick: Ueber die Längenverhältnisse der Sceletmuskelfasern. Aus der Inauguralabhandlung des Herrn Dr. Gubler mitgetheilt von A. Fick. Moleschotts Untersuchungen zur Naturlehre, 1860, Bd. VIII, p. 251—264. Ferner: Gubler, Ueber die Längenverhältnisse der Fleischfasern einiger Muskeln. Zürich, diss. inaug. 1860.

principiell, theils in der Art, wie es geboten ist, eine Beweiskraft nicht zuerkannt werden kann. Dieser Umstand ist wohl als die Veranlassung anzusehen, dass die in ihrem Ideengehalt so bedeutsame Arbeit der Vergessenheit fast ganz anheimgefallen ist und keine Früchte getragen hat. A. Fick und Gubler glaubten, die Selbstregulation der Muskellänge in normalen Verhältnissen beweisen zu können, einmal, indem sie etwas genauer als Weber darthaten, dass innerhalb jedes Muskels alle Fasernbündel trotz grosser Schwankungen ihrer absoluten Länge dieselbe relative Länge, im Sinne des Weber'schen Gesetzes haben. Aus diesem Verhalten folgt aber nichts für die Herstellung der Längen durch Selbstregulation; denn wenn so viele feine, constante und zweckmässige Formenbildungen im Embryo vor sich gehen, ehe die Function eintritt, wie z. B. die Ausbildung der Sinnesorgane, der Geschlechtsorgane, so ist keine Veranlassung, die Unmöglichkeit der gleichen Herstellung anderer normaler Bildungen zu behaupten. Eher könnte vielleicht die zweite Methode dieser Autoren als für ihren Zweck geeignet betrachtet werden. Sie nahmen an, dass die Embryonen in Folge von der Raumesbeengung im Mutterleibe die von den Gelenken gewährte Bewegungsmöglichkeit nicht erschöpfen könnten und daher durch Selbstregulation Muskeln ausbilden müssten, welche bei der Messung gleich nach der Geburt in Folge der jetzt gestatteten Erschöpfung der Beweglichkeit sich als relativ zu kurz erweisen, bald aber durch Uebung die nöthige Länge erlangen müssten. Sehen wir von der Hypothese über die Gelenkbildung, welche diese Vermuthung einschliesst ab, so hätte diese Vermuthung eine gewisse, wenn auch nur geringe Beweiskraft erhalten können, sofern die thatsächliche Richtigkeit derselben sicher bewiesen worden wäre. Die Autoren begnügen sich aber mit an vier Kindern verschiedenen Alters angestellten Messungen, deren Resultate zwar in einer Reihe liegen, welche nach dem Verkürzungscoefficienten des Erwachsenen hinläuft, aber dabei selber blos um die Hälfte der Untersuchungsfehlerbreite ihrer Messungen auseinander liegen. Um aber etwas vollkommen innerhalb der Fehlerbreite Liegendes festzustellen, sind sehr zahlreiche Untersuchungen nöthig; ich vermag daher den wenigen mitgetheilten Angaben eine das thatsächliche Verhalten feststellende Bedeutung nicht zuzuerkennen.

Nach Fick sprach sich W. Henke[1]) bei Betrachtung der

---

[1]) W. Henke. Studien und Kritiken über Muskeln und Ge-

abnorm grossen Beweglichkeit der sogenannten Kautschoukmänner für die Wahrscheinlichkeit der Verlängerung der Muskeln durch Uebung aus, in derselben Arbeit, in der er zugleich für andere Muskeln die Insufficienz der Länge vieler zwei- und mehrgelenkiger Muskeln für die gleichzeitige Erschöpfung der von den mehreren Gelenken gestatteten Beweglichkeit darthat. Henke hat also selber aus dem zuletzt angedeuteten Verhalten nicht auf einen Mangel an Regulationsfähigkeit, sondern blos auf einen Mangel an Uebung geschlossen; und in demselben Sinne ist wohl auch die Arbeit Hueter's [1]) über das gleiche Thema aufzufassen.

Diesen Autoren schliesst sich J. Guérin an, welcher direct Messungen an verkürzten Muskeln vorgenommen zu haben scheint und nach Marey's Angaben unsere Regulation schon als sicher bewiesene Thatsache betrachtet. Marey [2]) erwähnt, leider ohne Literaturangabe, Befunde J. Guérin's, dass beim Klumpfuss entsprechend der Verminderung der Beweglichkeit die contractile Substanz der Wadenmuskeln sich an Länge vermindere, und dass die Sehne deren Platz einnehme. Die Wadenmuskeln sind aber bei der Kleinheit ihrer Fasern und der Länge ihrer Sehnen, zumal aber wegen ihrer grossen Dicke sehr ungeeignete Objecte zu solchen Messungen, wie wir später erkennen werden, und da die erfolgreiche Klumpfussbehandlung gewöhnlich mit der Tenotomie der Achillessehne verbunden ist, so werden Sehnenmessungen in diesem Falle keinen Schluss auf eine Vergrösserung der Sehne auf Kosten des Muskels gestatten lassen. Die Untersuchungen Guérin's finden sich auch nicht in den deutschen und englischen Monographieen über Klumpfuss und ebenso wenig in C. Hueter's „Klinik der Gelenkkrankheiten" citirt und verwerthet. Guérin [3]) selbst giebt in einer jüngsten Mittheilung vom vorigen Jahre diese Literaturquelle nicht an, erwähnt aber, dass er schon im Jahre 1835 nachgewiesen habe, dass die Tenotomie dem Muskel seine normale Länge und Spannung wiedergebe und dass nach einigen Monaten die Muskeln wieder normal seien.

---

lenke. IV. Ueber Insufficienz der Länge der Muskeln für den Spielraum der Gelenke und über Kautschoukmänner. Henle u. Pfeufer, Zeitschr. f. rat. Medicin. Bd. 33. 1868. p. 141—148.

[1]) C. Hueter. In Betreff der Längeninsufficienz der Muskeln. Virchow's Archiv f. path. Anat. u. Physiol. Bd. 46. 1869. p. 37—52.

[2]) E. I. Marey. La machine animal. 2me Edit. Paris 1878. p. 101.

[3]) J. Guérin. Sur le caractère physiologique de la contraction tendineuse. Compt. rend. 27 Févr. 1882. T. XCIV. Paris p. 567.

Danach wird es nicht überflüssig sein, die wichtige Frage der Selbstregulation der Muskellänge noch einmal zu behandeln und an geeignetem Materiale zu prüfen.

Auf Selbstregulation können wir blos in zwei Fällen mit Sicherheit schliessen; entweder unter Anlehnung an eine Variabilität, in welcher directe Anpassung an Neues, nicht im Voraus Normirtes sich bekundet, oder ohne Variabilität blos dann, wenn nachweisbar ist, dass die vorhandene zweckmässige Einrichtung bei ihrer ersten phylogenetischen Entstehung durch Auslese aus zufälligen Variationen nicht züchtbar gewesen sein kann. Letztere Methode ist indessen sehr schwierig und nur in den seltensten Fällen beweiskräftig, obgleich ich erst vor Kurzem in dem ersten dieser Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung sie zu verwenden in der Lage war. Ausserdem besagt sie nichts über die gegenwärtige ontogenetische Wiederholung der ursprünglich durch „functionelle Selbstgestaltung des Zweckmässigen" entstandenen Einrichtungen. Ontogenetisch entstehen dieselben vielleicht jetzt ohne Function, rein zufolge der Vererbung.

Vor der Mittheilung der eigenen Untersuchungen sei noch das Technische derselben mit ein Paar Worten erörtert. Das Instrumentarium besteht aus einigen schmalen stählernen Bandmaassen von 10, 20 u. mehr Ctmtr. Länge, aus einem verstellbaren Winkel mit langen Branchen, einem entsprechend grossen Transporteur und schliesslich aus rechtwinkelig geknickten Spitzen feiner Insektennadeln. Die letzteren dienen, um die Enden der präparirten Muskelfaserbündel an der Sehne zu markiren. Die Ausführung solcher Muskelmessungen erscheint dem Anfänger leicht, gehört aber gleichwohl, wenn man zuverlässige Resultate erstrebt, zu dem Schwierigsten der Messungstechnik. Der Fehlerquellen sind viele und bei jedem Muskel andere, so dass man sich an jeden Fall erst durch mehrmalige Wiederholung der Messung unter Neuerzeugung aller das Resultat beeinflussenden Verhältnisse anpassen, sich ganz mit der Natur des jeweiligen Objectes vertraut machen muss, ehe constante Resultate hervortreten. Die am schwierigsten zu eliminirende und in ihrer Grösse abzuschätzende Fehlerquelle beruht auf unserer Unkenntniss der genauen Gestalt des ad maximum verkürzten Muskels; deshalb sind wo möglich die wenigen Fasern aufzusuchen, welche voraussichtlich beim Acte der Function vollkommen gerade bleiben. Es ist nöthig, eine sehr grosse Anzahl erster Messungen zu cassiren.

Die Vermuthung und das Suchen nach einer Selbstregulation

der Muskellänge hatten ihren Ausgangspunkt bei mir in dem Bestreben, den Etat des durch directe vererbte Selbstdifferenzirung im Embryo Herzustellenden möglichst zu entlasten und, wenn ich es gestehen darf, auch in einem gewissen Misstrauen gegen die Vollkommenheit des auf diese Weise Gewordenen; denn da das Längenwachsthum der Knochen kein vollkommen selbstständiges, rein vererbtes, sondern in hohem Maasse von der Nahrungszufuhr und von dem Gebrauche der Knochen abhängiges ist, so würde ein selbstständiges, von vorn herein fest normirtes Längenwachsthum der Muskeln zu vielen Unzweckmässigkeiten führen. Dazu kamen noch Beobachtungen von zahllosen kleinen Varietäten an jedem sonst normalen Muskelindividuum, durch welche, obwohl sie dazu geeignet schienen, die Ausbildung der normalen Muskellänge nie gestört worden war.

Diese erste Art von Muskelvariationen, welche in gewissem Sinne für Selbstregulation der Muskellänge zu sprechen scheint, besteht in rein t o p i s c h e n V a r i a t i o n e n. Betrachtet man einen flächenhaften Muskel, etwa einen der breiten Rückenmuskeln, z. B. den M. cucularis, so tritt der allgemeine Verlauf der Länge der Muskelfaserbündel, wie sie vom Kopfe nach dem Schulterblatt abdann weiter abwärts wieder zunehmen auf den ersten Blick hervor. Richtet man das Auge auf die Grenzlinie der rothen Muskelbündel und der atlasglänzenden Sehnenplatte, so treten zackige Linien hervor, welche in der Regel schon an den beiden symmetrischen Organen desselben Individuums erheblich von einander verschieden sind, und welche noch mehr bei jedem Individuum anders sind, als bei dem anderen. Vergleicht man dagegen die beiden Grenzlinien desselben Muskelindividuums mit einander, so zeigt sich sofort eine hochgradige Uebereinstimmung zwischen denselben. Greift z. B. die Ursprungssehne mit einer tief einschneidenden Silberzacke in das Roth des umgebenden Muskels über, so findet an der Insertionssehne ein gleiches zackenförmiges Uebergreifen des rothen Muskels in die weisse Sehnenplatte statt und umgekehrt; und misst man diese beiderseitigen Zacken der Reihe nach am ganzen Muskel, so sind die einander entsprechenden Vorsprünge und Einschnitte beider Seiten entweder einander vollkommen gleich hoch, oder der Unterschied ist ein nur sehr geringer und dann, über weitere Strecken hin verfolgt, stetig zu- oder abnehmender.

Betrachten wir einen parallel-faserigen Muskel, bei welchem diese in Ort und Höhe atypisch wechselnden Zacken, wie etwa

beim M. rhomboid. maj. beiderseits gleich hoch sind, so erkennen wir, dass in diesem Falle die beiden Abgrenzungsflächen des Muskelfleisches gegen die Sehnen sich einander wie Petschaft und Abdruck gleichen. Die Bedeutung dieser Congruenz der Abgrenzungsflächen für die Länge der parallelen Muskelfaserbündel besteht in der vollkommenen Constanterhaltung der Länge sämmtlicher Fleischfasern trotz beliebiger Verwerfung der letzteren auf der durch den Ursprungs- und Insertionspunkt bezeichneten Linie. Bei Convergenz der Muskelfasern ist natürlich eine Congruenz der beiden Abgrenzungsflächen nicht möglich, sie entsteht aber, sobald man die Fasern parallel ausbreitet oder als Ordinaten auf gleiche Abscissen aufträgt.

Weichen dagegen die extrem gelagerten oder auch schon einander näher liegenden Muskelfaserbündel an Länge messbar von einander ab, wie in den meisten Muskeln der Fall, so sind die Abgrenzungsflächen des Muskels natürlich nicht congruent und auch nicht durch eine andere Anordnung congruent zu machen; aber die Abweichung derselben von einander bis zu den gemessenen Punkten hin ist eine ganz allmälige continuirliche, nie sprungweise und sie steht dadurch in Harmonie mit der continuirlichen Ausdehnung und daher stets allmäligen Aenderung der Ursprungs- und Insertionsflächen der Muskeln, welche nie eine sprungweise Vergrösserung der Beweglichkeit neben einander sich ansetzender Muskelfasern möglich macht.

Das Weber'sche Gesetz der einheitlichen functionellen Faserlänge jedes Muskels ist bei der Grösse der Untersuchungsfehlerbreite nur innerhalb sehr weiter Grenzen feststellbar und festgestellt; durch unser Gesetz der Congruenz oder der stetigen Abweichung der beiden Abgrenzungsflächen jedes Muskels aber erhält es eine bedeutende Verschärfung; denn wenn wir jetzt zwei die extremen Punkte der Hebelarme bewegende Faserbündel möglichst genau gemessen und in ihrer procentischen Verkürzungsgrösse gleich gefunden haben, so ist damit dasselbe zugleich auch für alle dazwischen liegenden Bündel sicher zu erschliessen, da wir wissen, dass in dem Muskel keine sprungweisen Veränderungen der Faserlängen, sondern nur allmälige Ueberführungen von den Extremen zu einander vorkommen ganz entsprechend der stetigen Veränderung der Hebelarme.

Die Regel lässt sich kurz fassen: „Nebeneinander entspringende und inserirende Muskelfasern sind entweder absolut gleich lang oder blos um ein Differential an Länge unterein-

ander verschieden. Im letzteren Falle ist die Zu- oder Abnahme der Muskelfaserbündel nach jeder Richtung eine continuirliche und in ihrer Grösse durch das Weber'sche Gesetz bestimmte. Diese Längenverhältnisse erfahren keine Aenderung durch Verwerfungen der Muskelfasern auf den Verbindungslinien der Ursprungs- und Insertionspunkte.

Die Verwerfungen sind manchmal sehr beträchtlich und können so weit gehen, dass Muskeln, welche normal blos Eine Sehne haben, total oder blos in einigen ihrer Bündel zwischen zwei Sehnen gelagert sind oder auch den Platz von Sehne und Muskel vollkommen verwechseln, wie dies beim Pronator quadratus, beim Palmaris longus und anderen Muskeln nicht selten beobachtet wird und schon wiederholt beschrieben ist.

Der Umstand aber, dass bei diesen beliebigen Verwerfungen einzelner Muskelfaserbündel oder der ganzen Muskeln die Länge derselben nicht im geringsten alterirt wird, lässt erkennen, dass die Fähigkeit zur Ausbildung der nöthigen Muskellänge nicht an eine bestimmte Oertlichkeit gebunden, nicht topisch bestimmt ist; und insofern kann man wohl vermuthen, dass sie vielleicht durch eine Art Selbstregulation an jedem Orte sich in der der Function entsprechenden Weise ausbilde. Aber es kann dagegen der Einwand gemacht werden, dass die Muskelfaser von vornherein die geeignete Wachsthumskraft zur Ausbildung der nöthigen, der Beweglichkeit ihrer fest normirten beiden Anheftungspunkte entsprechenden Länge durch Vererbung mit erhalten habe, und dass sie in der Entfaltung dieser Kraft durch eine Verlagerung auf der Verbindungslinie dieser Punkte natürlich nicht gestört zu werden brauche.

Die Annahme, auf welcher dieser Einwand beruht, ist die feste Normirung zusammengehöriger Anheftungspunkte und der passenden Längenwachsthumskraft der sie verbindenden Muskelfasern. Diese fest vererbte und normirte dreifache Zusammengehörigkeit ist an sich nicht sehr wahrscheinlich und sie liesse sich leicht widerlegen, wenn man die nächste mögliche Art der Muskelvariabilität beachtet und fest stellt, dass von den einander entsprechenden normalen Ursprungs und Insertionsflächen eines Muskels nicht immer jederseits dieselben Punkte mit einander durch die Muskelbündel verbunden werden, dass gleichwohl aber die Muskelfasern die der so bedingten Function entsprechende Länge besitzen. Ich habe Abstand genommen, dieses Verhältniss genau zu untersuchen, obgleich man nicht selten durch augen-

fällige hierher gehörige Variationen Gelegenheit dazu erhält, und zwar weil die Längendifferenzen hierbei zu gering sind, um bei der Grösse der Untersuchungsfehler genügend sichere Resultate zu geben. Deshalb wurde die Untersuchung sogleich auf hochgradigere Variationen ausgedehnt.

Ehe wir zu dieser neuen Variabilität übergehen, sei noch ein Wort über die Genauigkeit der Feststellung des Gesetzes von der Congruenz oder der stetigen Aenderung der Abgrenzungsflächen und über die practische Verwendbarkeit desselben hinzugefügt. Ich habe dasselbe bei der Untersuchung von mehreren Hunderten vielleicht von Tausend zu anderem Zwecke gemessenen Muskeln im Auge behalten und geprüft und nie eine Ausnahme gefunden. So oft auch auf den ersten Blick eine solche vorhanden zu sein schien, bei genauerem Zusehen und Präpariren fand sich stets für jede Ungleichheit an der einen Abgrenzungsfläche eine entsprechende an der anderen. Man braucht nur an der Stelle wo eine Sehnenzacke, welche zur Congruenz der beiden Abgrenzungsflächen der Muskeln nöthig ist, zu fehlen scheint mit dem Messer einzudringen und man wird die erschlossene Sehne nie umsonst suchen. Nachdem das Gesetz als ausnahmslos giltig festgestellt war, erwies sich dasselbe ungemein nützlich beim Messen nicht mehr gut conservirter Muskeln, an welchen es oft schwer oder unmöglich ist, Faserbündel in ihrer ganzen Länge freizulegen und so direct vom Ursprung zur Insertion zu verfolgen. Zufolge obigen Gesetzes aber weiss man, dass die äusserste Spitze einer Sehnenzacke auf der einen Seite stets der äussersten Spitze der entsprechenden Muskelzacke auf der anderen Seite zugehört, dass beide Spitzen die Enden eines und desselben Faserbündels sind, und man hat so an jedem Muskel eine Anzahl Bündel, deren Enden rasch und sehr sicher zu ermitteln sind.

Suchen wir weiteres Beweismaterial für die Selbstregulation der Muskellänge, so muss ohne Zweifel beweiskräftiger als die blose Verwerfung des Muskels auf der normalen Verlaufslinie das Vorkommniss sein, dass diese Linie selber aberrirt, dass die Ursprungs- oder Insertionsstelle abnorm gelagert ist, sofern trotz der dadurch erlangten abnormen Beweglichkeit die Muskeln die diesen neuen Verhältnissen entsprechende Länge haben.

Muskeln mit abnormen Ursprungs- oder Insertionsstellen stellen die sogenannten Muskelvarietäten dar und dazu kommen noch und sind ebenso beweiskräftig für unseren Zweck ganz neue, normal nicht vorhandene Muskeln. Ein Theil der letzteren

tritt in einigermassen typischer Weise auf, so der M. sternalis, und man könnte daher annehmen, dass auch der Bau desselben, insbesondere die Muskellänge schon eine zweckmässig vererbte wäre. Dies ist aber nicht möglich, da gerade die Länge dieser Muskeln und die Beweglichkeit ihrer Insertionssehnen durchaus variabel sind, und ich habe von 5 Mm. sternales jeden ganz anders in diesen Beziehungen als den anderen gefunden.

Man wäre berechtigt, zu erwarten, dass in den Muskelvarietäten, also in Fällen, wo das Bildungsmaterial der Muskeln von seiner normalen Richtung oder Stelle abgelenkt worden ist und oft an viel mehr oder weniger als normal beweglichen Stellen sich anheftet und dabei zumeist nicht willkürlich gebraucht wird, dass hier die Muskelbündel ganz beliebige, gar nicht mit der Beweglichkeit der Anheftungspunkte in bestimmter Correlation stehende Längen haben würden, und dass daher auch unsere Congruenz der Bewegungsflächen der Muskeln nicht mehr sich finde, sondern nebeneinander entspringende, verlaufende und inserirende Bündel beliebig bald kurz, bald lang seien. Wer das erwartet, hat sich indess, wie gleich im Voraus gesagt sein soll, vollkommen getäuscht. Es sprechen sich vielmehr auch in der Beschaffenheit dieser Zufallsgebilde sehr bestimmte Gesetze aus, welche streng eingehalten werden. Es sind folgende:

1. Muskelfaserbündel eines variirten Muskels, welche in Sehnenfasern von gleicher Beweglichkeit übergehen, sind gleich lang. Beweise für dies Gesetz bilden von den unten geschilderten Muskeln die Nummern: 3, 4, 5, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14 dexter, 15, 17, 19 und ausserdem alle übrigen Muskeln in ihren Theilen, soweit die Voraussetzung gleicher Beweglichkeit ihrer Sehnen gilt.

2. Wenn Muskelfasern eines variirten Muskels sich an verschieden beweglichen Sehnen inseriren, dann haben sie ungleiche Länge, und zwar sind stets diejenigen Fasern länger, welche an der beweglicheren Sehne haften. Dies spricht sich aus in Beispiel 1, 6, 12, 14, 16, 18, 20, 25.

Für Muskelfaserbündel, welche von normalen Muskeln mit ihrer Insertion aberriren, ergeben sich aus dieser Regel folgende Specialfälle: Ist die Beweglichkeit der Insertion des aberrirten Muskeltheiles oder eines accessorischen Muskelkopfes die gleiche wie beim normalen Muskel, dann haben auch die Muskelfasern die gleiche Länge wie die des normalen Muskels. So in Fall 8, 17 und 19. Ist die Beweglichkeit des aberrirten Theiles geringer, so sind auch seine Fleischfasern kürzer, oder ist die ganze

Sehne eines Muskels auf einen weniger als normal beweglichen Theil aberrirt, dann sind die Fasern dieses Muskels kürzer als die des normalen Muskels der anderen Körperhälfte. So in Beispiel 1, 2, 10, 11, 16, 18, 22, 23, 24, 26, 28, 30, 31. Findet die Aberration auf einen beweglicheren Theil statt, so sind die Muskelfasern länger als die normalen, in Fall 12, 13, 20, 25, 29.

Abweichungen von diesen Regeln, welche gelegentlich bei nur geringen Abweichungen der Beweglichkeit vorkommen, sind auf Verschiedenheiten der Verkürzungscoefficienten zurückführbar, da diese Coefficienten in der That nicht ganz so constant sind, als Weber angegeben hat, wobei sie aber einem bestimmten Gesetze folgen.

3. Die Bestimmung der relativen Muskellänge, also der procentischen Verkürzungsmöglichkeit ist bei Muskelvarietäten oft nicht genau möglich, weil wir, sobald Muskeln auf Weichtheile wie Fascien, Drüsen aberrirt sind, die im Leben während der Action der umgebenden Muskeln vorhandene Beweglichkeit nicht sicher zu beurtheilen vermögen und auch überhaupt schon, weil alsdann eine scharfe Endreaction fehlt.

Trotzdem war ich zufolge der Gunst des Zufalls, welcher mir ziemlich grelle Unterschiede in der Beweglichkeit einiger solcher Muskeln zuführte, in der Lage, doch ziemlich zuverlässige Resultate zu gewinnen.

Es ergab sich, dass die Muskelfaserbündel eines und desselben variirten Muskels, welche an verschieden beweglichen Sehnen sich inseriren, ganz denselben oder fast ganz denselben Verkürzungscoefficienten haben, No. 1, 2, 6, 8, 11, 14, 16, 17, 18, 20, 25, 30, 31. Die Grösse dieser Coefficienten werde ich in einer besonderen Arbeit neben dem Gesetz der physiologischen Vertheilung der Verkürzungscoefficienten mittheilen; dabei sollen für die Varietäten dieselben Zahlen zur Bezeichnung verwendet werden, wie in nachstehendem Verzeichniss, sodass Interessenten die beiderseitigen Resultate combiniren können. Aberrirte Bündel normaler Muskeln haben denselben Verkürzungscoefficienten als dieser Muskel, wenn die aberrirten Bündel zur normalen Function mit beizutragen vermögen.

4. Weiterhin ergab sich noch, dass die vorstehend für normale Muskeln aufgestellte Regel von der Congruenz der Abgrenzungsflächen der Muskeln auch für die Muskelvarietäten gilt und daher auch hier das durch directe Bestimmung der Verkürzungscoefficienten gefundene Resultat bedeutend verschärft und

verfeinert. Man muss aber bei diesem Material immer darauf gefasst sein, dass nebeneinander entspringende und verlaufende Muskelfasern nicht wie bei normalen Muskeln auch noch nebeneinander inseriren, sondern dass oft ein Theil der Sehne viel weiter zu einer beweglicheren Unterlage verläuft, infolge dessen dann auch die Längen entsprechend verschieden sind. Dadurch kann scheinbar auf den ersten Blick Incongruenz der Abgrenzungsflächen functionell zusammengehöriger Muskeltheile vorgetäuscht werden.

Die Bedeutung dieser in den Längenverhältnissen der scheinbar ganz regellosen Muskelvarietäten sich aussprechenden Gesetze für die Selbstregulation der Muskellänge liegt unabweisbar auf der Hand. Nur über die Art des Vorganges kann man in Zweifel sein; darüber wird im theoretischen Theile der Abhandlung das Wahrscheinliche erörtert werden.

Möchte jemand eine nicht auf Selbstregulation der Muskellänge gegründete Erklärung versuchen und zunächst einwenden, die gleiche Länge bei gleicher Beweglichkeit rühre nicht von dieser letzteren her, sondern beruhe einfach auf gleicher Wachsthumskraft normaler und aberrirter Fasern, dann entsteht die Frage, warum sind die Fasern ungleich bei ungleicher Beweglichkeit und wie kommen sie bei ungleicher Länge zu gleichen Verkürzungscoefficienten. Weiterhin könnte man vermuthen, dass eine von vornherein zu lange Anlage der Muskelbündel nothwendig zu einer Aberration führen müsse, welche in ihrer Grösse von dem Ueberschuss der Muskellänge abhänge. Dies ist erstens an sich blos dann zutreffend, wenn an der Seite der Aberration normal keine Sehne vorhanden ist, und zweitens ist überhaupt die Grösse der Aberration nicht für die Grösse der Beweglichkeit maassgebend. Es kommen sehr weite Aberrationen der Insertionen vor, ohne dass die Beweglichkeit überhaupt vergrössert wird.

Die im Folgenden mitgetheilten Muskelvarietäten betreffen alle erwachsene Individuen; sie sind in der Reihe angeordnet, in welcher sie aufgefunden wurden, und es ist noch zu erwähnen, dass keine in dem Untersuchungszeitraum mir zur Kenntniss gekommene Varietät ununtersucht geblieben oder aus der Reihe der Mitgetheilten eliminirt worden ist. Bezüglich der der Kürze halber verwendeten Termini ist vorauszuschicken, dass ich den hohen Grad einheitlicher Organisation der Muskelvarietäten, welcher sich in der Congruenz resp. in der Stetigkeit der vorhandenen Aenderung der Abgrenzungsflächen des Muskelfleisches ausspricht, als Zustand der Organisation *κατ᾽ ἐξοχήν*, den Muskel selber aber

als „organisirt" bezeichnet habe. Dieses Epitheton deutet somit für sich noch nicht an, dass auch die relative functionelle Länge der Muskeln bestimmt wurde. In den Fällen, in welchen dieses auszuführen möglich war, ergab sich die in Regel 3 ausgesprochene Gesetzmässigkeit, und die so gefundene Beschaffenheit ist in der Tabelle durch die Bezeichnung in sich „regulirt" resp. gleich dem normalen Muskel „regulirt" angedeutet.

Die von mir untersuchten Varietäten sind fast alle schon wiederholt beobachtet und beschrieben worden, nur haben gerade die functionellen Verhältnisse bisher keine Berücksichtigung gefunden.

Verzeichniss der Muskelvarietäten.

1. Ein Musc. extensor brevis dig. III manus entspringt von der Handwurzel, bedeckt vom lig. carpi dorsale commune. Ist 1 ctm. kürzer als der 5,7 ctm. lange extens. long., weil ihm die Beweglichkeit abgeht, die für letzteren durch das Nachgeben des lig. carp. dors. comm. bei der Dorsalflexion und durch das Gespanntwerden über die Convexität des Handgelenkes bei der Volarflexion der Hand entsteht. Er ist regulirt gleich dem normalen Extensor, hat also denselben Verkürzungscoefficienten als der normale Muskel. Zugleich ist er gefiedert und zwar nach Regel 1, in organisirter Weise.
2. Caput accessor. M. inteross. manus dors. II entspringt von der Dorsalfläche ossis metacarpi III, ist in seinen Faserbündeln kürzer als der normale, aber gleich ihm regulirt, ist 77 mm lang bei 17 mm maximaler Faserlänge, also sehr stark im Ganzen gefiedert und durch mehrere Sehnen in organisirte Fiederungen zweiter Ordnung zerlegt.
3. M. sternalis, bei gleicher Beweglichkeit der Theile der oberen und der unteren Sehnen sind die Muskelbündel alle gleich lang, also regulirt; der ganze Muskel schwach gefiedert, organisirt.
4. M. sternalis, wie der vorige regulirt, aber mehrfach gefiedert, organisirt.
5. M. tensor Hypothenaris tritt vom Vorderarm unter dem lig. carpi volare transvers. propr. und unter der Apon. palm. zum Kleinfingerballen. Ist gleich lang regulirt, organisirt.
6. M. sternalis. Untere Sehne gespalten mit ungleicher Beweglichkeit der Theile; zugehörige Muskeltheile entsprechend

ungleich, 32 mm, 41,5 mm lang, regulirt. Muskel organisirt, 26 mm lang halbgefiedert.

7. M. lacerti fibrosi brachii entspringt von der Aussenseite des M. brachial int., geht vor der Bicepsehne hinweg zum Theil zum lacert. fibr., zum anderen Theil zur tuberos. ulnae. Doppelt gefiedert, organisirt. Ob auch regulirt, ist nicht feststellbar, da er durch die Action der beiden Nachbarmuskeln in unberechenbarer Weise in seiner Länge alterirt werden muss.
8. Caput access. musc. gastrocnem entspringt von einem Theil der freien Fläche der Ursprungssehne des innern Kopfes, inserirt halbgefiedert organisirt mit einer platten Sehne an der Tendo Achillis. Mit dem normalen Muskel in gleicher Länge der Fasern regulirt.
9. Der Extensor brevis hallucis inserirt an der Sehne des Extens. hall. lang. Ist mit einfacher Fiederung im Ganzen und dreizehnfacher Halbfiederung im Einzelnen organisirt, regulirt.
10. Caput access. abductoris hallucis. Mehrfach gefiedert, organisirt; ob einheitliche Regulation der Länge besteht, ist wegen Beeinflussung durch den normalen Kopf nicht feststellbar.
11. Cap. access. m. lumbric. I von der Sehnenscheide des flex. poll. entspringend. Mit eigener kürzerer Länge fast gleich dem normalen regulirt, organisirt, doppelt gefiedert.
12. M. attollens gland. thyreoid. Fasern des M. hyothyreoid. aberriren auf das cornu med. der Drüse, sind unter sich gleich lang, verworfen, organisirt, gefiedert. Andere Fasern gehen zur Ansatzsehne des M. sterno-thyr., sind auch unter sich gleich lang, aber kürzer als die vorigen. Beide Arten Fasern sind länger als die normalen Fasern des M. hyothyreoideus.
13. Fasciculus aberrans M. levat. scapulae. Ein Muskelfaserbündel weicht auf die Vorderfläche der Mm. rhomb. min. et maj. ab, ist länger als die normal inserirenden Fasern und der Ueberschuss an Länge kann sich um 50 % verkürzen; also das Muskelfaserbündel ist mit eigener Länge regulirt.
14. M. sternalis duplex. Der M. stern. dext. ist unter sich gleich langfaserig regulirt, hochgradig gefiedert, organisirt.

Der M. sternal. sin. hat oben eine, unten aber zwei

Sehnen mit um das Doppelte von einander verschiedener Beweglichkeit. Die Muskelfasern dem entsprechend 18 mm und 37 mm lang, innerhalb jeder Partie aber vollkommen gleich lang, gefiedert, organisirt.

15. *M. serrat. post. inf. aberrans.* Die lateralen Fasern des M. servat. post. inf. verlaufen parallel der Wirbelsäule aufwärts zur 10. Rippe, sind gleich lang regulirt, schwach halbgefiedert.
16. *M. radialis int. dext.* aberrirt mit einem Theil seiner Sehnenfasern an den Radius oberhalb der Insertion des Supinator longus, wodurch die Ausführung der Volarflexion zum Theil beschränkt wird. Der Muskel ist in seinen Fasern kürzer als der normale der anderen Seite, und bei wechselnder Faserlänge vollkommen in sich auf 54 % Verkürzungsgrösse und dabei fast dem normalen gleich (60 %) regulirt. Ausserdem gleich dem normalen Muskel gefiedert und organisirt.
17. *Caput access. M. vasti externi* entspringt mit 16 ctm. langer Sehne an der Linea obliqu. fem., ist organisirt und gefiedert, dem normalen Theil gleich lang, regulirt.
18. *M. adductur brevis pollicis* inserirt mit seinem mittleren Theil an der Sehnenscheide des flex. poll. long.; ist im Bereiche dieser Stelle kürzer, langsehnig, weiterhin bei fingerwärts allmälig zunehmender Länge stets dem normal inserirenden Theile gleich regulirt, stark halbgefiedert und organisirt.
19. *M. palmaris long.* inserirt mit der einen Hälfte seiner Sehne in der Fascie des Vorderarmes dicht oberhalb des Handgelenkes, mit der anderen Hälfte normal. Beweglichkeit und Muskelfaserlänge beider Theile gleich.
20. *Caput accessor. M. abduct. dig. V manus* entspringt von der Fascie des Vorderarmes mit zwei Bäuchen von verschiedener Beweglichkeit und Länge, hat aber trotzdem vollkommen mit dem normalen Muskel gleiche Regulation der Länge. Ist mehrfach in organisirter Weise gefiedert.
21. *M. sternalis dext.* geht schräg über den innern untern Winkel des M. pectoral. maj. dext. nach unten und aussen. Entspringt mit einfacher Sehne aus einem Faserbündel des M. pect. maj. der andern Seite und endigt mit einfacher Sehne auf der Rectusscheide. Gleich langfaserig regulirt, halbgefiedert.
22. *Fasciculus aberrans Diaphragmatis* geht in der

Richtung von vorn nach hinten über den lateralen linken Theil des Centrum tendineum. Beweglichkeit jedenfalls sehr gering, daher die Länge von 2,9 ctm. blos ein kleiner Bruchtheil der der normalen Faserbündel dieser Richtung. Mehrfach gefiedert organisirt.

23. M. palmaris longus sin. entspringt mit einer 15 ctm. langen Sehne, ist blos 4,0—4,9 ctm. lang gefiedert, gegen 9,5 ctm. des rechten, normal entspringenden; die Excursion durch das Ellenbogengelenk beträgt links blos 2,5 mm, rechts 5 mm, dem entsprechend ist der linke Muskel etwas kürzer in seiner Faserung als der rechte.

24. M. levator glandulae thyreoideae dext. Die Ursprungsstelle liegt gemeinsam mit der Insertion des M. sternohyoid. dicht neben der Medianlinie, ist daher durch einen 7 mm breiten Spalt vom M. thyreohyoid, von dem er gewöhnlich abstammt, getrennt, ist aber nur 4 mm länger als der M. thyreohyoid, (5,2 ctm. gegen 4,8 ctm.), aber also beträchtlich kürzer als der M. sternothyreoid, von dem er in diesem Falle abzustammen scheint.

25. Der M. flex. poll. long. aberrirt mit einem Theil seiner Fasern, bildet eine besondere Sehne, welche sich mit der Sehne des flex. dig. II prof. vereinigt. Muskel bedeutend länger als der Flex. hall. long. (7,2 ctm. gegen 5,8 ctm.), etwas kürzer als der normale Flex. dig. II prof. (8,0 ctm.), aber mit gleichem Verkürzungscoefficienten wie letzterer, ist also regulirt; ausserdem 2,7 ctm. lang gefiedert, und organisirt.

26. M. flexor dig. comm. prof. biventer. Die Summe beider hintereinander liegenden Fasern ist ein wenig kürzer als ungetheilte Fasern derselben Insertionssehne (7,4 gegen 8,5), letztere liegen aber oberflächlicher und weiter nach dem Oberarm zu, werden also bei der Action der anderen Beugemuskeln mehr gebogen als die tiefen dicht neben den Knochen liegenden, welche gerade bleiben.

27. M. levator gland. thyreoid. entspringt wie in No. 24 getrennt vom M. thyreohyoideus und ist kaum länger als dieser (4,1 gegen 3,9 ctm.). Da Kehlkopf und Schilddrüse schon aus dem Körper entfernt sind, ist nicht zu beurtheilen, ob die Beweglichkeit der Schilddrüse in der That entsprechend gering war.

28. Der Musc. rhomboid maj. ist im untersten Theil plötz-

lich verdünnt und um 1,6 ctm. kürzer als die 14,8 ctm. langen Fasern des normalen Theiles, beide in gleich starker Abduction des Schulterblattes gemessen. Die genauere Untersuchung zeigt aber, dass der verkürzte Theil nicht mehr an der Scapula, sondern dicht darunter am M. serrat. ant. maj. inserirt, und dadurch bei der Abduction des Schulterblattes um fast 1 ctm. an der Verkürzung gehemmt werden kann.

29. Abductor pollicis longus cum brevi biventer. Der Extensor poll. brev. fehlt und die ihm der Lage nach zugehörigen Muskelfaserbündel inseriren mit dem Abduct. poll. long. Dagegen gehen die obersten Bündel dieses Muskels in eine radialwärts von der normalen gelagerte Sehne über, die sich in einige isolirte Bündel des Abductor poll. brevis fortsetzt. Dieser Theil des Abductor brevis ist länger als der normale Theil (3,8 gegen 2,8 ctm.), vielleicht weil er durch den oberen Kopf des so gebildeten biventer gelegentlich gedehnt wird. Der obere stärkere Kopf aber hat die Faserlänge des normalen Abductor longus; warum?

30. Ein Caput III M. bicipitis brachii entspringt von der Ansatzstelle des M. pectoral. maj., ist kürzer als die beiden normalen Köpfe (9,7 ctm. gegen 11,60 cap. brev., 11,3 cap. long.,) und gleich dem M. brachialis internus regulirt.

31. Das caput long. bicipit. brachii ist mit der Sehne am humerus festgewachsen, kürzer als das Caput breve (10,6 gegen 16,1 ctm.!) und fast gleich dem M. brachial. intern. regulirt; ausserdem gefiedert, organisirt.

Es sei mir gestattet, meinem Collegen Dr. Born, welcher mich während seiner Dienstzeit auf einen grossen Theil der vorstehend beschriebenen Varietäten aufmerksam gemacht hat, an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen.

Aus diesen Untersuchungen geht ausser der Selbstregulation der Muskellänge zugleich hervor, dass auch die Sehnenlänge und die Fiederung auf dem Wege der Selbstregulation ausgebildet werden können, worüber in einer nächsten Arbeit Genaueres mitgetheilt werden wird.

Gegenwärtig beschränken wir uns auf die Ableitung der Resultate für die Muskeln, und diese fassen sich kurz darin zusammen, dass selbst bei den Muskelvarietäten, mögen sie für die Zwecke des Organismus verwendbar sein oder nicht, die Länge der Muskeln und die Beweglichkeit ihrer Anheftungspunkte sich in einer dem Weber'schen Gesetze entsprechenden Correlation fin-

den; und unter Berücksichtigung des Umstandes, dass die Beweglichkeit der Anheftungspunkte zumeist durch andere, den schwachen variirten Muskeln überlegene Momente bestimmt wird, folgt, dass diese Correlation in der Mehrzahl der Fälle durch Anpassung der Muskeln an die Beweglichkeit, dagegen selten oder nur in geringerem Grade umgekehrt durch Anpassung der Beweglichkeit an den Zug der Muskeln entstanden ist. Weiterhin entsteht die Vermuthung, dass die so bekundete Regulation, wenn wir sie regelmässig am erwachsenen Individuum finden, vielleicht auch schon in den Perioden des Wachsthums vorhanden gewesen ist.

Ist somit die Fähigkeit der Selbstregulation der Muskellänge an angeborene Aenderungen der Beweglichkeit vielleicht ziemlich sicher nachgewiesen, so werden doch noch weitere Beweise nicht zu verschmähen sein, und weiterhin fehlt uns noch jegliche Kunde über das eventuelle Verhalten der Muskeln in der Periode nach dem Erwachsensein des Individuums.

Diese noch fehlende Kunde gewährt die Berücksichtigung der dritten möglichen Variabilität, der nachträglichen Veränderung der Bewegungsgrösse der Gelenke und damit der Thätigkeitssphäre der Muskeln bei normaler Lage der Anheftungsstellen.

Für solche Bestimmungen günstige Organe müssen indessen eine ganze Reihe von Bedingungen erfüllen, welchen nur selten gleichzeitig genügt wird. Die Schwankungen der Beweglichkeit des auf seine Muskeln untersuchten Gelenkes müssen genügend gross sein und nicht zu selten vorkommen. Ferner müssen wir supponiren dürfen, dass die vorhandene Beweglichkeit des Gelenkes seitens des Muskels sehr häufig activ erschöpft worden sei und insbesondere nach der Richtung der Thätigkeit des zu messenden Muskels nicht passiv vergrössert werde, wie letzteres für das Caput breve bicipitis femoris im Kniegelenk durch die Belastung des Körpers beim Knieen, für die Schultermuskeln im Schultergelenk beim Turnen am Reck, beim Ueberschlag am Barren etc. häufig vorkommt. Dadurch wird die causale Harmonie zwischen der Muskelthätigkeit und der Beweglichkeit der Gelenke, welche die nöthige Voraussetzung unserer Messungen sein muss, aufgehoben. Nach der Seite der Streckung des zu messenden Muskels schadet dagegen passive, d. h. nicht durch die dem Gelenke zugehörigen Muskeln bewirkte Erweiterung des Bewegungsumfanges des Gelenkes nicht, sofern sie nur so häufig wiederholt worden ist, dass ausser dem Gelenk auch der Muskel sich an diesen weiter hinaus

verlegten Anfangspunkt seiner Wirkungsfähigkeit vollkommen hat anpassen können.

Allen diesen Anforderungen entsprach der Pronator quadratus. Es zeigte sich, dass einmal sehr häufig schon ohne besondere pathologische Einwirkungen beträchtliche Veränderungen seiner von den beiden Radioulnargelenken abhängigen Wirkungsmöglichkeit vorkommen, und auch pathologische Aenderungen traten unter dem hiesigen Material in genügender Häufigkeit auf. Andererseits wird zwar die Supination nicht selten passiv vergrössert, wie z. B. beim Turnen am Reck mit Untergriff durch das Gewicht des Körpers und den Widerstand des Schultergelenkes für die Drehung, oder beim raschen nach aussen Schwingen eines in der Hand gehaltenen Gegenstandes durch das Trägheitsmoment des bewegten Gegenstandes, wie es bei mancherlei gewerblichen Verrichtungen oder auch beim Schlagen der Tiefquart geschieht; bei der Pronation dagegen kommt eine solche passive Fortsetzung der activ begonnenen Bewegung nur äusserst selten vor.

Ich prüfte während zweier Wintersemester an jeder Leiche die Grösse der Pronationsfähigkeit und wählte ausser einer Anzahl von Fällen mittlerer und ungewöhnlich hoher Beweglichkeit, sämmtliche Arme mit abnorm geringer Beweglichkeit zur Untersuchung aus. Die im Voraus angestellte Untersuchung über die Aenderung der Beweglichkeit durch das Präpariren, d. h. durch die Spaltung der Fascie und die Entfernung der Muskeln ergab das gleiche Resultat, welches jüngst W. Braune und A. Flügel [1]) publicirten, dass nämlich die Beweglichkeit und zwar besonders die Pronationsfähigkeit durch diese Eingriffe vergrössert wird. Um diesen Fehler möglichst zu verringern, wurde meinerseits die Muskulatur der oberen Hälfte des Vorderarmes bei der Untersuchung erhalten.

Bei Aenderung der Bewegungsgrösse eines Gelenkes sind mehrere, für die Art der eventuellen Anpassung der zugehörigen Muskeln ungleichwerthige Fälle zu unterscheiden.

Einmal kann die Bewegungsbeschränkung nach der Seite der Streckung des zu untersuchenden Muskels, vorliegenden Falles also rein nach der Supination erfolgen. In diesem Falle wird der Muskel nicht mehr so weit gedehnt als früher, und er brauchte nur durch Schrumpfung kleiner zu werden, um sich schon erheb-

---

[1]) W. Braune und A. Flügel. Ueber Pronation und Supination des menschlichen Vorderarmes und der Hand. Arch. f. Anat. u. Entwickelungsgesch. v. His u. Braune 1882 p. 186.

lich an die Verringerung seiner Function angepasst zu haben. Wir wollen mit dieser Aufstellung aber noch keineswegs irgend etwas über das Vorkommen und die Natur solchen einfachen Schrumpfungsprocesses aufgestellt haben. Das morphologische Charakteristikum desselben und damit die Berechtigung für eine derartige Distinction wird sogleich einleuchten. Da ein Muskel sich nach Weber im Mittel um 50 % seiner grössten Länge im Organismus zu verkürzen Gelegenheit hat und daher dies Verkürzungsverhältniss um die Hälfte als das physiologische anzusehen ist, so wird bei einer Bewegungsbeschränkung von 1 ctm. der Muskel um 2 ctm. zu lang geworden sein. Verkleinert sich nun ein Muskel nur so viel, als die Bewegungsbeschränkung selber beträgt, so bleibt er damit noch um ein ebenso grosses Stück zu lang; zur vollkommnen Anpassung an den neuen Zustand müsste er sich also noch einmal um ebenso viel verkleinern. In unserem Specialfalle der Verminderung der Beweglichkeit blos von Seite der Streckung würde dies bedeuten, dass der Muskel ausser der einfachen Verkleinerung durch Schrumpfung noch einmal um ebensoviel kleiner werden müsste, was aber nur unter entsprechender Vergrösserung der Sehne möglich ist, sofern nicht die Continuität von Muskel und Sehne unterbrochen werden soll. Der mittlere Verkürzungscoefficient des Pronator quadr. beträgt aber, wie wir gleich bemerken wollen, nicht 50, sondern 60 %, infolge dessen sich diese zweite Veränderung um $^1/_5$ verringert, während die Gelegenheit zur Schrumpfung um eben so viel vergrössert wird. Die angenommene Muskelschrumpfung ist also zunächst characterisirt durch das blosse Kleinerwerden des Muskels, soweit es ohne eine Vergrösserung der Sehne möglich ist, also durch einfache Verkürzung des Muskels. Von ihr ist zu unterscheiden die Verkleinerung des Muskels unter Vergrösserung der Sehne, die wir, lediglich um eine kurze Bezeichnung dafür zu haben, und ohne irgend etwas über das Wesen des Vorganges damit zu präjudiciren als sehnige Verkürzung des Muskels bezeichnen wollen.

Ist entgegen unserem bisherigen Falle die Bewegungsmöglichkeit blos nach der Seite der Thätigkeit des Muskels, also nach der Seite der Beugung, hier der Pronation beschränkt, bei normaler Streckfähigkeit, so kann eine Muskelschrumpfung, eine einfache Verkürzung des Muskels nicht eintreten, da die maximale Entfernung vom Ursprungs- und Insertionspunkt dieselbe geblieben ist. Die ganze Verkleinerung des Muskels muss also jetzt unter

Musculi pronatores quadrati.

			I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
Laufende Nr.	Journal-Nr.	Körperhälfte	Bewegungsgrösse	Breite d. Vorderarmes divid. durch Faserlänge	Verkürzungsgrösse	Breite d. Vorderarmes divid. durch Sehnenlänge	Bei 60 % Verkürzungsgrösse würde die Muskelfaser reichen zur Bewegungsgrösse von:	Bemerkungen
1	—	sinist.	12°	5,6	15%	—	48°	Rachit. Zwerg v. 56 Jahren
2	60	sin.	25°	4,0	23,5%	1,5	64°	Fractura ulnae
3	—	dext.	36°	3,7	38%	—	57°	Rachit. Zwerg
4	60	dext.	58°	2,8	32,5%	1,6	104°	Fractura ulnae
5	152	—	75°	2,1	45%	1,8	100°	Fractura ulnae
6	72	sin.	88°	1,5	41%	2,2	129°	
7	74	dext.	87°	1,5	33%	2,1	158°	
8	100	sin.	89°	1,5	54%	1,7	99°	
9	79	sin.	90°	1,7	49%	1,7	110°	Fractura ulnae
10	119	—	96°	2	59%	1,6	97°	
11	118	dext.	100°	1,8	55%	1,9	109°	
12	94	sin.	102°	2	60%	1,8	102°	
13	91	dext.	104°	2	58%	2,1	107°	
14	93	dext	104°	2	59,5%	2,2	104°	
15	76	dext.	104°	1,6	54%	2,0	116°	
16	112	dext.	108°	1,4	55%	2,3	118°	
17	80	dext.	112°	1,6	52,5%	1,8	128°	
18	88	dext.	115°	1,7	59%	2,2	116°	
19	69	sin.	115°	1,7	—	1,6	—	
20	93	sin.	117°	1,8	58,5%	2,0	119°	
21	78	dext.	118°	1,8	56%	1,9	127°	
22	94	dext.	120°	1,7	62,5%	2,2	115°	
23	84	sin.	120°	1,7	57%	1,7	127°	
24	103	dext.	122°	1,7	56%	2,3	130°	Neugeboren
25	88	sin.	126°	1,7	65%	2,3	116°	
26	71	—	125°	1,4	48%	2,5	156°	Neugeboren
27	84	dext.	130°	1,5	52,5%	1,9	148°	
28	100	dext.	133°	1,4	52%	2,5	153°	
29	90	sin.	134°	1,3	61%	1,9	132°	
30	78	sin.	141°	1,6	60%	1,9	141°	
31	70	dext	143°	1,5	61,5%	2,4	140°	
32	85	sin.	145°	1,5	65%	1,7	134°	
33	85	dext.	145°	—	61%	1,7	143°	
34	110	sin.	146°	1,3	55%	1,9	160°	
35	69	dext.	150°	1,3	51%	2,0	176°	
36	73	dext.	151°	1,5	57%	2,3	159°	
37	86	dext.	151°	1,4	55%	2,2	165°	Neugeboren
38	87	sin.	151°	1,4	64%	2,1	141°	Neugeboren
39	86	sin.	158°	1,4	61%	1,8	156°	Neugeboren
40	83	dext.	163°	1,4	64%	2,2	153°	
41	87	dext.	160°	1,4	56%	2,4	171°	Neugeboren
42	77	dext.	162°	1,4	63%	2,5	155°	
43	110	dext.	172°	1,3	62%	—	166°	
44	89	sin.	175°	1,4	59%	2,1	177°	Neugeboren
45	83	sin.	179°	1,4	65,5%	1,9	164°	
46	59	dext.	175°	1,5	67%	1,9	157°	
47	70	sin.	180°	1,3	61,5%	2,7	175°	
48	104	sin.	180°	1,2	63%	1,7	171°	Neugeboren
49	111	sin.	178°	1,3	60%	2,4	178°	
50	115	sin.	180°	1,4	57%	2,2	190°	Neugeboren
51	115	dext.	187°	1,4	57%	1,8	198°	Neugeboren

„sehniger Verkürzung“ erfolgen. Solche Fälle sind daher besonders geeignet, das Vorkommen solcher angenommenen sehnigen Verkürzung des Muskels zu beweisen.

Zwischen diesen beiden Extremen sind natürlich unzählige Uebergangsfälle möglich, in denen dann vom ersten zum zweiten Falle fortschreitend die einfache Schrumpfung von ihren 60 % Antheil an der zur vollkommenen Anpassung nöthigen Verkürzung immer kleiner wird zu Gunsten der mit 40 % Antheil beginnenden sehnigen Verkürzung, bis letztere schliesslich allein übrig bleibt.

Vollkommene Anpassung der Muskellänge an Verkleinerung der Verkürzungsmöglichkeit ist erreicht, wenn die Verkleinerung des Muskels so gross ist, dass der Verkürzungscoefficient beim Pronator quadr. der normale, also 60 %, bleibt.

Die bisher gemachte Unterscheidung gilt in ihrer strengen Form nur für vollkommen erwachsene Individuen. Erfolgt dagegen die Bewegungsbeschränkung in der Periode des Wachsthums und ist sie eine so allmähliche, dass die maximale Entfernung von Ursprungs- und Insertionspunkt statt direct kleiner zu werden einfach constant bleibt und somit blos im Verhältniss zu den vergrösserten Hebelarmen kleiner wird, so ist zunächst ein Fall denkbar, in dem weder Muskel noch Sehne sich zu verändern brauchen; fernerhin können beide proportional ihrer bestehenden Grösse weiter wachsen, sodass ihr Grössenverhältniss sich nicht ändert und schliesslich kann der Muskel constant bleiben und blos die Sehne wachsen. Auch zwischen diesen Fällen sind unendlich viele Uebergangsstufen denkbar und ebenso allmähliche Uebergänge zu den ersterwähnten Verhältnissen beim Erwachsenen.

Betrachten wir nun die in 51 Fällen gewonnenen Resultate, wie sie auf Tabelle I S. 21 zusammengestellt sind, so giebt Columne I die vorhandene Bewegungsgrösse an. Man sieht, dass sie von 12—187°, also um mehr als das Fünfzehnfache schwankt. Columne II giebt das Verhältniss aus der Länge des grössten Muskelfaserbündels bei maximaler Supination und der Breite des Vorderarmes an, und drückt somit das in Zahlen aus, was man am Präparat sofort unwillkürlich mit den Augen schätzt. Es zeigt sich, dass bei normaler Bewegungsgrösse von 160°, wie sie Braune und Flügel[1]) bestimmt haben, die Länge des Muskels noch nicht ganz ein und einhalbmal in der Breite des Vorderarmes aufgeht, also etwas mehr als zwei Drittheile der Breite einnimmt, dass sie dagegen bei 102—104° Bewegungsgrösse blos

[1]) l. cit. p. 186.

die Hälfte, bei 58° fast blos $\frac{1}{3}$, bei 25° blos $\frac{1}{4}$ der Vorderarmbreite deckt, um in unserem extremsten Falle von blos 12° Bewegungsgrösse nicht einmal mehr $\frac{1}{5}$, fast blos $\frac{1}{6}$ dieser Grösse einzunehmen. In letzterem Falle stellt der Muskel blos noch einen schmalen Saum am Radialrande des Radius dar. Die Sehne ergänzt gewöhnlich den Defect der Muskellänge, indem sie den ganzen übrigen Raum der Breite der Vorderarmknochen bedeckt; blos im letzterwähnten Falle No. 1 und 3, war dieses nicht vollkommen der Fall.

Dieses augenfällige Resultat scheint sehr deutlich die Anpassung des Muskels an die Verringerung der Bewegungsgrösse darzuthun. Begnügen wir uns indessen nicht mit diesem Schein, sondern prüfen durch Rechnung die Vollkommenheit der Anpassung, indem wir die bei diesen Längen gefundenen Verkürzungszahlen mit der Normalzahl von 60% Verkürzungsgrösse vergleichen, so zeigt Columne III, dass in der That in einer Anzahl von Fällen nicht unerheblicher Bewegungs-Beschränkung, nämlich auf 126—102° an 12 Extremitäten fast oder ganz vollkommene Anpassung erreicht worden ist, da die Verkürzungscoefficienten in No. 10—25 ganz nahe um 60% schwanken und im ungünstigsten Falle, No. 15, nur bis auf 54% sinken. Ganz dasselbe bekundet auf andere Weise Columne V, welche die Bewegungsgrössen anzeigt, die jeder Muskel ausführen könnte, wenn er sich um 60% verkürzte. Diese Fälle würden daher trotz der Kleinheit der Bewegungsbeschränkung, welche blos 34—58°, also $\frac{1}{5}$—$\frac{1}{3}$ der normalen Bewegungsgrösse beträgt, beweisend für die vollkommene Anpassung der Muskeln sein, wenn nicht gerade in diesen Fällen die Ursache der Bewegungsbeschränkung unauffindbar gewesen wäre. So aber kann man die ganze Erscheinung umgekehrt deuten und vermuthen, dass vielleicht die Muskeln primär zu klein gewesen seien, und dass in Abhängigkeit davon die Gelenke eine geringere Beweglichkeit erhalten hätten. Und bei Unberücksichtigtlassung dieses nicht zu widerlegenden Einwandes würden wir auch weiterhin nicht zu entscheiden vermögen, ob die Muskelanpassung durch einfaches Zurückbleiben im Wachsthum, oder unter zu Hülfenahme von Schrumpfung oder auch noch unter Mitwirkung der sehnigen Atrophie zu Stande gekommen ist, da auch die Zeit des Eintritts der Bewegungsstörung unbekannt ist. Es ist aber von Wichtigkeit für das Vorkommen jeder dieser drei denkbaren Anpassungsarten unanfechtbare Beweise zu erlangen.

Bei den höher gradigen Bewegungsbeschränkungen sind wir

in dieser Beziehung besser gestellt; hier war in der Mehrzahl der Fälle sowohl die Ursache als auch die ungefähre Zeit der Störung und damit der Causalnexus der Anpassungserscheinungen sicher erkennbar. Die Ursachen sind in Columne VI angegeben, und bestehen theils in rachitischen Verkrümmungen (No. 1 und 3), theils in Frakturen der Ulna, No. 2, 4, 5, 9. Der zwerghafte Wuchs der Glieder des Rachitischen lässt unzweifelhaft erkennen, dass die Affection hier, wie gewöhnlich in die erste Jugend fiel. Die Fracturen der Ellenbeine gehörten alten, sonst normal gestalteten Personen an, und noch vorhandene Kanten und Ecken an den Bruchstellen deuteten an, dass die Verletzungen nicht sehr viele Jahre vor dem Tode erfolgt seien, jedenfalls erst in der Zeit des Erwachsenseins stattgefunden haben konnten. Auffällig ist blos, dass in No. 60 bei einem sehr kräftigen Manne die Affection doppelseitig vorhanden ist.

Betrachten wir zunächst die Verkürzungscoefficienten in diesen Fällen, so ist in keinem Falle eine vollkommene Anpassung eingetreten, da die Coefficienten von den normalen 60 $\frac{0}{0}$ auf 49 $\frac{0}{0}$, 45 $\frac{0}{0}$, 32 $\frac{0}{0}$, ja im Falle höchster Beschränkung von blos 12 ^{0} Bewegungsgrösse sogar auf 15 $\frac{0}{0}$ sinken. Da aber die Bewegungsbeschränkung in diesem äussersten Falle bis auf $\frac{1}{13}$ der normalen Bewegungsgrösse herabgesetzt ist, so bekundet sich in dem Sinken des Verkürzungscoefficienten blos auf $\frac{1}{4}$ des Normalen immerhin noch eine sehr erhebliche Anpassung von fast $\frac{3}{4}$ der vollkommenen Anpassung, und Columne V zeigt wiederum dasselbe in anderer Weise, indem sie erkennen lässt, dass die vorhandene Muskellänge auch bei 60 $\frac{0}{0}$ Verkürzungsgrösse nur zu einer Bewegung von 48 ^{0} statt von 160 ^{0} zureichen würde.

Diese hochgradigen Fälle gestatten bei dem Bekanntsein der Ursache der Bewegungsstörung zu folgern, dass die Muskelverkürzung wirklich eine secundäre Anpassungserscheinung ist. Um sie für die Beurtheilung des Vorkommens der aufgestellten drei Arten der Muskelanpassung trotz der Unvollkommenheit der thatsächlich vorhandenen Anpassungen verwerthen zu können, ist es erforderlich, genauer auf die specielle Natur der Fälle einzugehen. Dabei wird es aber nöthig sein, allerhand weitläufige Nebenuntersuchungen und -Berechnungen anzustellen, welche die Geduld der Leser in nicht geringem Maasse in Anspruch nehmen werden.

Zunächst ist zu bestimmen, auf welcher Seite überhaupt die Bewegungsbeschränkung liegt, ob auf Seite der Beugung oder der Streckung, da, wie wir sahen, im ersteren Falle keine Ge-

legenheit zur einfachen Schrumpfung gegeben ist, während im letzteren Falle die Schrumpfung allein 60 % der vollkommenen Anpassung, also vielleicht alles, was hier an Anpassung vorhanden ist, herstellen kann.

Um diese Lage der Beschränkung beurtheilen zu können, bedürfen wir einer in allen Fällen bestimmbaren und vollkommen unveränderlichen Richtungslinie, auf welche die beiden Grenzen des Verkehrsterrain bezogen und dann mit den normalen Grenzlagen verglichen werden können.

Bei anderen Gelenken z. B. beim Ellenbogengelenke würden solche festen Linien nicht besonders zu suchen sein, da die Längsachsen der Knochen sie von selber abgeben. In unserem Falle dagegen, bei Drehung um die Längsachse, fällt diese Begünstigung weg. Welcker[1]) hat für den gleichen Zweck die Stellung der ebenen Ausbreitung des Ligamentum interosseum benutzt. Aber diese Methode ist für genaue Messungen einmal zu unsicher in der Einstellung, und zweitens ist zu gewärtigen, dass bei vieljährigem Andauern von Deformationen in Folge des Umstandes, dass der Knochen trotz seiner Starrheit das anpassungsunfähigste Organ ist, welches wir haben, zu gewärtigen, dass die Cristae interosseae und damit das Ligam. interosseum ihren ursprünglichen Ort verlassen; eine Vermuthung, welche sich als zutreffend erwies, worüber anderen Ortes ausführlicher berichtet werden wird. Weiterhin ist auch die Stellung grösster Breite des Vorderarmes, sowie selbst die Beziehung auf die Axe des Humeroulnargelenkes bei Verbiegungen der Knochen und bei Brüchen der Ulna mit nachträglicher Axendrehung des unteren Ulnarfragmentes nicht zu verwerthen.

Es mussten zwei Linien gefunden werden, für welche selbst bei den hochgradigen Verbiegungen und Torsionen an den Vorderarmen des rachitischen Zwerges und trotz des etwa 50jährigen Bestehens derselben die Präsumption der Constanz ihrer Bestimmungspunkte gemacht werden kann. Diese Präsumption nun können wir in diesen Fällen nur für wenige Punkte machen, zunächst für die Lage der Processus styloides ulnae et radii, sowie für die Axe des unteren Radioulnargelenkes selber, denn wenn auch die Vorderarmknochen noch so verbogen und torquirt sind, die Lage der Axe des Ulnarköpfchens wird dadurch wohl am wenigsten verändert, und so lange die Beweglichkeit der Hand-

---

[1]) H. Welcker, Ueber Supination und Pronation des Vorderarmes. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1875, p. 2.

wurzel um die normale Mittellage sich ergeht, so lange ist auch keine Veranlassung zur Veränderung der Lage der Processus styloides gegeben. Statt des Processus styloides Radii zog ich vor, die von ihm sich heraufziehende volare radiale Kante zu nehmen, welche für gewöhnlich zugleich die Abgrenzungskante der Ansatzfläche des M. pronat. quadr. bildet. Die Bestimmung der Axe des unteren Radioulnargelenkes muss unter Fixation der Ulna und Bewegung des Radius geschehen, sofern man die Cartilago triquetra der Sicherheit der Führung halber erhalten hat; und man nimmt den am meisten radialwärts gelegenen ruhenden Punkt. Fixirt man dagegen, wie man von anderen Gelenken her zu thun geneigt ist, den die Pfanne bildenden Skelettheil, also hier den Radius, so bestimmt man bei Erhaltung der Cartilago triquetra gar nicht die Axe des Gelenkes, sondern nur den ganz von dem Ueberragen der Cartilago triquetra abhängigen Ruhepunkt des lig. subcruentum, welcher nur deshalb in die Gegend der Axe fällt, weil die Cartilago selber gewöhnlich in der Gegend dieser endigt. Durch das Unbeachtetlassen dieser Unterscheidung erklärt sich wohl auch die Verschiedenheit in der Angabe der Lage dieser Axe bei den bezüglichen Autoren. Das Ende der Pronation findet übrigens stets nicht durch eine einfache Drehung statt, sondern ist mit einer Progression verbunden, welche bei Bestimmung der Axe natürlich nicht berücksichtigt wurde. Der Processus styloides ulnae wurde durch einige Schnitte an der Leiche frei präparirt und durch die Mitte seiner Dicke eine Nadel mit der Richtung auf die eben erwähnte Axe gesteckt; eine zweite Nadel wurde von der bezeichneten Kante des Radius auf die Axe gerichtet. Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass diese Bestimmungen stets erst nach Vollendung der übrigen Messungen vorgenommen wurden, da durch die dabei nöthige Eröffnung des Brachiocarpalgelenkes die Beweglichkeit des Radioulnargelenkes etwas vergrössert wird; ein Fehler, welcher wenigstens für die Bestimmung der Verkürzungscoefficienten vermieden werden sollte.

Das mit dieser Methode gewonnene Resultat war ein sehr constantes. In fünf normalen Fällen lag die Grenze der Pronation bei Winkelstellungen von 130—138° beider Nadeln zu einander. Von dieser constanten Anfangsstellung erstreckt sich dann die Supinationsbewegung im Muskel 160 Grad also bis zu 290° Nadeldifferenz nach rückwärts. Die gleiche Bestimmung in unseren pathologischen Fällen liess nun ungünstiger Weise erkennen, dass auch hier der Anfangspunkt der Bewegung fast die gleiche

Lage hatte, sodass die Bewegungsbeschränkung fast blos durch Verkleinerung der Supination, also der Streckung bedingt war. In Folge dessen konnte immer der grösste Theil der vorhandenen Muskelverkleinerung durch einfache Schrumpfung also ohne Vergrösserung der Sehne erreicht werden; und da zu dem, die Anpassung keine vollkommene war, so musste es zunächst zweifelhaft bleiben, ob eine sehnige Verkleinerung des Muskels vorgekommen war oder überhaupt vorkommt.

Am einfachsten möchte es scheinen, die eventuelle sehnige Verkleinerung der Muskeln direct durch Messung der Länge der Sehnen zu bestimmen, da hierbei die Sehnen sich entsprechend verlängert zeigen müssten, und danach die gefundenen Grössen, wie vorher die Muskellängen, wiederum auf die Breite des Vorderarmes zu beziehen. Columne IV enthält diese Quotienten. Die Betrachtung derselben ergiebt indess nicht das erwartete Resultat, vielmehr tritt gar nichts Sicheres hervor. Es wäre aber incorrect, daraus auf das vollkommene Fehlen einer Vergrösserung der Sehnen zu schliessen, denn sie kann, wenn auch vorhanden so gering sein, dass sie gegenüber anderen die Sehnenlänge bestimmenden und variirenden Factoren nicht hervortritt. Letzteres ist in der That wahrscheinlich in Folge des Umstandes, dass die Ursprungssehne um den Knochen herumgewickelt ist. Bei dieser Lage pflanzt sich ihr Zug nothwendig weiter herum im Periost fort, wenn keine scharfabgrenzende Knochenkante vorhanden ist, wodurch nicht nur die Sehne äusserlich länger wird, sondern auch bezüglich der Stelle ihrer ersten Anheftung um mehrere Millimeter verschieden aufgefasst werden kann.

Versuchen wir es daher auf andere Weise zu unserem Ziele zu gelangen, so kann berechnet werden, wie gross (unter der Voraussetzung ursprünglich normaler Beweglichkeit) in jedem einzelnen Falle nach der Lage der Bewegungsbeschränkung die Schrumpfung höchstens sein konnte; wird dann diese Grösse von der Grösse der wirklich stattgehabten Muskelverkürzung abgezogen, so zeigt der eventuelle Rest die nothwendige Grösse der sehnigen Muskelverkürzung an. Die wirklich stattgehabte Muskelverkürzung ist aus der Differenz der vorhandenen Muskellänge und derjenigen, welche er nach den speciellen Verhältnissen seines Falles bei normaler Bewegungsgrösse hätte haben müssen bestimmbar. Wenn der auf diese Weise berechnete Ueberschuss der gesammten Muskelverkürzung über die mögliche Grösse der einfachen Schrumpfung, gross genug sich herausstellt, um erheblich die Fehlerbreite zu überschreiten, so dürfen wir auf eine Mitbe-

theiligung sehniger Verkürzung des Muskels an der Regulation schliessen.

Ehe diese Specialberechnung für die einzelnen Fälle unternommen werden kann, ist es aber unerlässlich, vorher zu bestimmen, wie der Gang der Verkürzung unseres Muskels verläuft; ob er von der maximalen Supination bis zum Ende der Pronation gleichmässig erfolgt, das heisst, ob in jeder Phase der Bewegung auf jeden Winkelgrad der Pronation gleiche Muskelverkürzungen kommen, oder ob der Verlauf ein anderer ist. Diese Kenntniss ist uns nöthig, um die Grösse der stattgehabten Muskelverkürzung im Ganzen sowie die Grösse der möglich gewesenen Schrumpfung genau berechnen zu können. Die Untersuchung zeigte bald, dass die bezüglichen Verhältnisse an verschieden gelegenen Muskelfaserbündeln des Pronator sehr verschieden sind, daher es weiterhin nöthig wurde, an allen Muskeln vollkommen einander entsprechende Muskelbündel zu messen und der Berechnung zu Grunde zu legen. Deshalb wurden an den hier geschilderten Muskeln immer blos die Bündel der oberflächlichsten Schicht des Pronator quadratus und zwar blos der nach der Hand zu gelegenen Hälfte des Muskels zur Berechnung verwendet.

Die Messung der successiven Verkürzung unseres Muskels bei gleichen Winkelgrössen der Pronation ist wegen der Verdickung des Muskels während der Contraction und der daraus resultirenden Krümmung der oberflächlich gelegenen Fasern sehr schwierig und mit grossen Fehlern verknüpft.

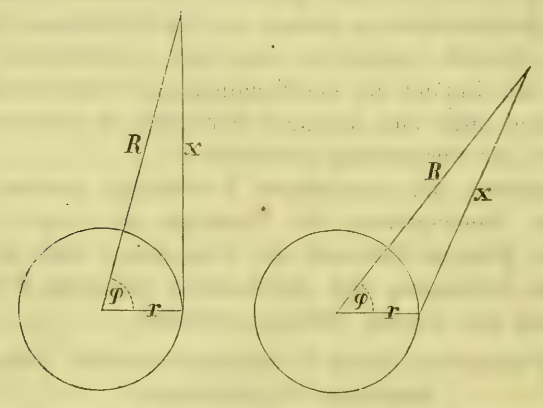
An zwei normalen Armen Erwachsener wurden bezügliche Messungen vorgenommen:

1. Pronation von . . .	290° —	270° —	240° —	210° —	180° —	158° —	136°
Bewegungsgrössen	20°	30°	30°	30°	22°	22°	
Zugehörige Verkürzungen .	3,9 mm	4,2 mm	3,5 mm	5,5 mm	3,0 mm	2,5 mm	
Auf 1° beträgt die Verkürzung	0,18 mm	0,14 mm	0,12 mm	0,18 mm	0,14 mm	0,11 mm	
2. Pronation von	300° —	280° —	250° —	220° —	190° —	160° —	130°
Bewegungsgrössen	20°	30°	30°	30°	30°	30°	
Zugehörige Verkürzungen .	3,0 mm	3,8 mm	3,8 mm	3,4 mm	3,5 mm	2,9 mm	
Auf 1° beträgt die Verkürzung	0,15 mm	0,12 mm	0,12 mm	0,11 mm	0,11 mm	0,10 mm	

Man sieht, der Gang der Verkürzung ist kein gleichmässiger; im Allgemeinen scheint die Verkürzung von der maximalen Supination aus bei gleichen Winkelgraden allmälig abzunehmen, sodass sie zuletzt blos noch zwei Dritttheile der anfänglichen Grösse beträgt. Da die Fehlerbreite bei diesen Messungen zu gross ist, oft fast an die Verkürzungsgrösse für 20° Bewegung heranreicht, so können wir denselben kein grosses Vertrauen schenken. Es empfiehlt sich daher die gemessenen Werthe mit den theoretisch

ableitbaren Verkürzungsgrössen zu vergleichen und bei Uebereinstimmung beider in den Grenzfällen, dann für die Berechnung den letzteren den Vorzug zu geben.

Die Pronation erfolgt im Anfang, von $290^0 - 210^0$ oder auch bis 190^0 Winkeldifferenz unserer beiden Richtungslinien, rein unter Abwickelung der Sehne von der Ulna. Die Grösse der Abwickelung von einer Walze ist für den Winkel $\varphi = r\,\pi \frac{\varphi}{180}$, ist also proportional dem Abwickelungswinkel und der Grösse des Radius, sofern dieser wie bei einer runden Walze constant ist; letzteres trifft freilich in unserem Falle nicht vollkommen zu, der Radius ändert sich etwas während der Abwickelung; doch können wir dies vernachlässigen. Ohne Bedeutung für die Abwickelungsgrösse ist die Länge des freien Stranges, eine Grösse, welche indessen



sofort zu bestimmender Bedeutung gelangt, sobald die Abwickelung erschöpft ist und die weitere Bewegung der beiden Theile gegen einander nur unter gewöhnlicher Beugung sich vollzieht. Die Abwickelung ist erschöpft, sobald die abgewickelte Sehne eine Tangente der Walze durch den Anheftungspunkt der Sehne bildet, also wenn die Sehne senkrecht zu dem nach dem Insertionspunkt der Sehne gezogenen Radius r steht. Die Verbindungslinie R des anderen Endpunktes des Fadens mit der Axe R ist nun für den weiteren Gang der Bewegung von derselben Bedeutung, wie r, da beide jetzt sich einander nähern ganz wie z. B. der Ursprung des M. brachialis int. sich bei der Beugung dem Ansatzpunkte nähert, und das Grössenverhältniss von R zu r ist für die Grösse der ihre Endpunkte verbindenden Linie x beigegebenem Winkel φ bestimmend.

$$x^2 = R^2 + r^2 - 2\,Rr\cos\varphi.$$

In unserem Falle ist R ziemlich genau gleich 4r. Demnach

$$x^2 = (17 - 8\cos\varphi)\,r^2$$
$$x^2 = r\sqrt{17 - 8\cos\varphi}$$

Ist $\varphi = 0$, so folgt $x = 3r$.

Der Anfangswinkel der Beugung ist bestimmt durch

$$x^2 = R^2 - r^2 = R^2 \sin^2\varphi\;;\;\sin\varphi = \frac{1}{R}\sqrt{R^2 - r^2}$$

Bei $R = 4\,r$:

$$\sin\varphi = \sqrt{\frac{15}{16}}$$
$$\varphi = 75^0\ 31'\ 20''.$$

Also die Beugung beginnt mit einer Winkelstellung von R zu r von $75\ ^0 31'\ 20''$. Berechnen wir nun x für diese Stellung und für jede Verkleinerung von φ um 10^0, so ergiebt sich:

		Differenz	Entsprechende Stellung unserer Nadeln
$\varphi = 75^0\ 31'\ 20''$	$x = 3{,}868r$	0,169r	190^0
$\varphi = 65^0\ 31'\ 20''$	$x = 3{,}699r$	0,167r	180^0
$\varphi = 55^0\ 31'\ 20''$	$x = 3{,}532r$	0,157r	170^0
$\varphi = 45^0\ 31'\ 20''$	$x = 3{,}375r$	0,137r	160^0
$\varphi = 35^0\ 31'\ 20''$	$x = 3{,}238r$	0,111r	150^0
$\varphi = 25^0\ 31'\ 20''$	$x = 3{,}127r$	0,079r	140^0
$\varphi = 15^0\ 31'\ 20''$	$x = 3{,}048r$	0,042r	130^0
$\varphi = 5^0\ 31'\ 20''$	$x = 3{,}006r$		

Die zuletzt beigefügte Zahlenreihe giebt die entsprechenden Beugungslagen unserer festen Richtungslinien am Vorderarme an.

Die Differenzen, welche die Verkürzungsgrössen von 10^0 zu 10^0 Beugung darstellen, sind sich also nicht gleich, sondern sie nehmen continuirlich ab und zwar anfangs langsam, dann schneller, und bei einer Beugung um 50^0 beträgt der Verkürzungswerth für gleiche Winkel blos noch $\frac{2}{3}$ und bei 60^0 noch die Hälfte des Anfangswerthes.

Vergleichen wir den Anfangswerth der Beugung für 10^0 mit der Abwickelungsgrösse für 10^0 bei gleichem r, so ergiebt

$$r\pi\,\frac{10}{180} = 0{,}176r.$$

Während die Beugung mit einer Verkürzung von 0,169r beginnt. Der Abfall der Verkürzung beim Beginne der Beugung ist also ein ganz geringer, und da unsere Bewegungsbeschränkungen nur in geringem Maasse, im Maximum nur etwa 30^0 in das Gebiet der Beugung übergreifen, so kann ohne wesentlichen Fehler die

gedachte Verkürzung im Gebiete der Bewegungshemmung als gleichmässig erfolgend angerechnet werden.

Beginnen wir mit dem Falle der geringsten beobachteten Beweglichkeit. Es betrifft den linken Vorderarm des rachitischen Zwerges von 56 Jahren dessen Vorderarmknochen hochgradig verbogen und torquirt sind. Die Faserung des Pronator quadr. ist an der bezeichneten Stelle im Mittel 5 mm lang und verkürzt sich bei einer Pronation von 12° um 15 %. Die 12° Bewegungsgrösse liegen unter zu Grundelegung der oben erörterten beiden festen Richtungslinien bei 169—149° Winkeldifferenz dieser Linien, während die normale Pronationsbewegung sich zwischen 290 -130° vollzieht. Die Abwickelung geht von 290—190, die Beugung von 190—130°. Die Bewegungslage 161—149° entspricht danach der Bewegungslage der vierten Decade obiger Tabelle, welche den Verkürzungscoefficienten 0,137r hat.

Die 5 mm Faserlänge ergaben also bei 15 % Verkürzung 12° Bewegung, demnach würden sie bei den normalen 60 % Verkürzungsgrösse zu 48° ausreichen. Wenn wir diese nach beiden Seiten von der Mitte der vorhandenen Beweglichkeit, also von 155° aus vertheilen, so verbreiten sie sich über die 5 letzten Decaden der Beugung, deren mittlerer Verkürzungscoefficient aber nur 0,124r beträgt. Dies berücksichtigt reichen die 5 mm Faserlänge bei 60 % Verkürzung zu einer Bewegung von 53°, also von 183—130°. Es fehlen demnach der Bewegung nach Seite der Supination noch 107° bis zur normalen Grenze von 290°; der mittlere Verkürzungscoefficient ist für diese fast durchaus im Gebiet der Abwickelung liegende Strecke 0,175r für je 10° Bewegung, und die nöthige Muskelfaserlänge für diese Strecke von 290° — 183° berechnet sich bei 60 % Verkürzungsgrösse auf 14 mm, sodass für den normal langen und fungirenden Muskel des Vorderarmes unseres Zwerges eine Gesammtfaserlänge von 14 + 5 oder 19 mm sich ergiebt. Der mittlere Contractionscoefficient für diese ganze Bewegung berechnet sich auf 0,157r für 10°. Bei der Thätigkeit von 160° Pronation verkürzen sich diese 19 mm um 60 % also 11,4 m; so viel könnte also auch die Schrumpfung des Muskels betragen, wenn der Arm bei maximaler Pronation erstarrte. Die wahre Bewegungsbeschränkung liegt aber bei 161°, sodass blos für 129° eine Schrumpfung eintreten könnte und der Verkürzungscoefficient für diese Strecke beträgt 0,173r. Dies ergiebt eine wirkliche Schrumpfungsmöglichkeit von

$$\frac{11,4.\ 129.\ 174}{160.157} = 10,2 \text{ mm.}$$

Die Gesammtlänge der normalen Muskelfasern musste 19 mm betragen; die bei der stattgehabten Bewegungsbeschränkung mögliche Schrumpfung betrug 10,2 mm, also müsste die Faser, wenn sonst keine Verkürzung stattgefunden hätte 8,8 mm lang sein. Sie ist aber blos 5 mm, also muss noch eine weitere Verkürzung der Muskelfaser um 3,8 mm stattgefunden haben, welche somit in das Gebiet der sehnigen Verkürzung fällt.

Auf dieselbe Weise ergiebt sich an dem anderen Arme derselben Person bei einer gleichfalls durch Knochenverbiegung bedingten Bewegungsbeschränkung auf 36° in der Lage 173°—137°, bei 9 mm Faserlänge und 38% Verkürzungsgrösse, dass die Muskelfaserbündel noch 3,8 mm kürzer sind als durch Schrumpfung möglich war. Zugleich liegt hier die Bewegungsbeschränkung möglichst ungünstig, sodass bei eventueller falscher Bestimmung der Lage der maximalen Pronation, die gefundene Zahl nur noch grösser werden könnte. Beim andern Arme dagegen würde ein solcher Fehler bei ungünstigster Lage die Zahl 3,4 noch um 1,4 mm verkleinern können.

Der mit No. 60 bezeichnete Fall betrifft beide Arme eines kräftigen Mannes. Die Ellenbeine sind beiderseits etwas geknickt; geringe exostosenartige Vorsprünge finden sich an den Knickungsstellen, von welchen dicke Bindegewebsstränge ausgehen, welche die Bewegung hemmen. Linkerseits beträgt die Bewegung 25° bei 11 mm Muskellänge und 23% Verkürzungsgrösse. Die Bewegung liegt bei 195—170° und die Rechnung ergiebt, dass die Muskelfaserbündel 5,3 mm kürzer sind, als durch blosse Schrumpfung möglich war. Rechterseits besteht Bewegung von 232—174° mit 15 mm Faserlänge und 32% Verkürzungsgrösse. Der Muskel ist 3 mm kürzer als die einfache Schrumpfung ihn hätte machen können.

Nr. 79 betrifft den linken Arm eines erwachsenen Mannes mit fast vollkommen geglättetem Bruch der Ulna. Die Bewegung vollzieht sich von 270—180° bei 28 mm Faserlänge und 49% Verkürzungsgrösse. Die Schrumpfung konnte hier nur von sehr geringem Einfluss sein, da die Bewegungsbeschränkung hier vorzugsweise auf Seite der Beugung gelegen war, und so ergiebt sich, dass der Muskel 6,5 mm kürzer ist als er durch Schrumpfung allein hätte werden können. Berechnen wir indessen, wie von uns in allen Fällen geschehen, die Schrumpfungsgrösse für den Fall, dass durch eine unbekannte Ursache der Processus styloides ulnae einen vom normalen abweichenden Ort erhalten habe und die Be-

wegungsbeschränkung doch rein auf Seiten der Supination stattgefunden habe, so wäre die Schrumpfung allein im Stande, die ganze vorhandene Muskelverkürzung hervorzubringen.

Berechnen wir schliesslich noch für Fall 152 mit 75° Bewegungsgrösse und 45% Verkürzung die normale Faserlänge und die mögliche Schrumpfung, so ergiebt sich für erstere die Länge von 37,1 mm, für letztere 8,7 mm. Nach Abzug dieser müsste der Muskel 28,4 mm lang sein. Er ist aber blos 26,0 mm lang, so dass eine Verkürzung über die Schrumpfung von 2,4 mm resultirt.

Also in allen diesen Fällen war die einfache Muskelverkürzung ohne Vergrösserung der Sehne unzureichend, die vorhandene Verkleinerung der Muskeln herzustellen, und wir erhielten so durch Rechnung sehnige Muskelverkürzungen von 3,8 mm, 5,3 mm, 3 mm, 6,5 mm und 2,4 mm. Aber diese Resultate sind auf sehr weitläufigem Wege, auf dem noch dazu jeder Schritt durch Fehlerquellen unsicher gemacht wurde, gewonnen, und zudem mussten Mittelwerthe als Ausgangspunkte der Berechnung zu Grunde gelegt werden, eine Methode, welche nur bei sehr grossen Ausschlägen vollkommen zuverlässig ist. Deshalb vermögen wir diesen scheinbar recht befriedigenden Ergebnissen eine volle beweisende Kraft nicht zuzuerkennen; und nur der Umstand, dass in allen diesen Fällen hochgradiger Bewegungsbeschränkung das gleiche Resultat zu Tage tritt, verbürgt eine gewisse nicht geringe Wahrscheinlichkeit des Vorkommens der sehnigen Muskelverkürzung, trotzdem in keinem unserer Fälle vollkommene Anpassung eingetreten ist. Aber der Werth unserer Berechnungen wird gerade für zwei der besten Beispiele, nämlich für die Mm. pronatores quadr. des rachitischen Zwerges, dadurch abgeschwächt, dass hier die Bewegungsbeschränkung in früher Jugend entstand. Indess selbst in diesem Falle ist eine sehnige Muskelverkürzung wenigstens für den Arm mit der hochgradigsten Bewegungsbeschränkung selbst im ungünstigsten Falle nachweisbar. Bei einem kräftigen ausgetragenen Kinde beträgt nämlich die Muskelfaserlänge des Pron. quadr. schon bis 16 mm, welche bei totaler Verkürzung um 60% nur bis auf 6,7 mm sich verkürzen können, während unser Zwerg nur 5 mm Faserlänge hat. Also selbst wenn, wie nicht anzunehmen ist, die rachitischen Verbiegungen in so frühem Stadium der Entwickelung stattgefunden hätten, hätte die vorhandene Verkleinerung nicht vollkommen durch Schrumpfung vor sich gehen können.

Eine einfache Verkürzung der Muskeln hat dagegen in fast

allen Fällen stattgefunden, wie Columne V deutlich zeigt; denn fast überall reicht die noch vorhandene Muskellänge bei Annahme von 60 % Verkürzungsgrösse nicht zur Ausführung der normalen Excursion von nahe an 160°. Nur in Nr. 7 können 158° erreicht werden, und die beiden Fälle der Nachbarschaft würden auch bedeutende Erweiterung des vorhandenen Bewegungsterrains bei voller Ausnutzung der vorhandenen Faserlänge zu 60 % Verkürzung gestatten. Hier liegen offenbar frische Gelenkveränderungen vor, im Falle Nr. 7 wahrscheinlich eine erst wenige Zeit vor dem Tode entstandene Gelenksteifigkeit vor.

So haben wir die Beweise nachträglicher Verkürzung der Muskeln in der Hand, und erhalten durch den rachitischen Zwerg auch eine neue Bestätigung für das einfache Kleinerbleiben, welches schon zur Evidenz aus den Muskelvarietäten sich ergeben hatte.

Es erübrigt aber noch, einen unanfechtbaren Beweis für die nachträgliche Verkleinerung der Muskeln unter Verlängerung der Sehne zu erbringen. Die Gunst des Zufalles führte mir auch hierzu das nöthige Material zu und zwar in einer Vollkommenheit, wie sie das bestgelungene, zu diesem Zwecke angestellte Experiment nicht besser hätte bieten können.

Es ist die Leiche eines 153 ctm. langen, im Allgemeinen vollkommen wohlgebildeten greisen Mannes, dessen Brustwirbelsäule indess hochgradig kyphotisch gekrümmt ist. Die Muskulatur desselben ist etwas über mittelstark und zeigt jene seltene prachtvoll dunkelrothe Farbe, der wir auf Grund physiologischer Analogieen eine besonders hohe Kraft und Ausdauer zuzuschreiben geneigt sind. Ich untersuchte die langen Rückenmuskeln, um die Natur der bereits von Virchow[1]) beschriebenen Veränderungen derselben bei Kyphose genau kennen zu lernen. Virchow fand in dem von ihm beschriebenen Falle von Kypholoscoliose die Muskelsubstanz des Longissimus auf der Höhe der Convexität fast vollkommen geschwunden; bei der microscopischen Untersuchung zeigten einige Fasern noch deutliche Querstreifung während zahlreiche andere stark mit Fett durchsetzt waren. Weiter unten waren verfettete Fasern und Erfüllung des interstitiellen Bindegewebes mit Fett. Nach dieser Beschreibung wird man geneigt sein, die ganzen Erscheinungen einfach als in das Gebiet der bekannten Inac-

---

[1]) Virchow. Die Zellularpathologie. 4. Aufl. 1871. p. 427 u. 428.

tivitätsatrophie gehörig aufzufassen, welche auf der Höhe der Convexität noch mit Druckatrophie combinirt ist; und das wird wohl in vielen Fällen auch das Wesentlichste sein. Indess empfiehlt es sich doch, eine genauere Untersuchung über die Localisation der Atrophie nicht zu unterlassen, und sie wird in den älteren Fällen, wenn auch wohl nur selten so deutlich als in unserem Falle, noch weitere Auskunft über die Natur der Veränderungen ergeben.

Bei der Betrachtung der Oberfläche des freigelegten Longissimus unserer Leiche zeigte sich ein dem von Virchow beschriebenen ähnlicher Befund. Auf der durch die 8te Rippe gebildeten Höhe der Convexität der Kyphose, und auch etwas nach oben und nach unten von ihr, ermangelt der Longissimus der normalen musculösen fleischig rothen Beschaffenheit, und die daselbst vorhandenen Faserstränge sind von grauröthlicher trüber Farbe. Nach unten aber gehen sie in normale dunkelrothe Muskelsubstanz über, um schliesslich unten ebenso wie oben in die normalen, weiss atlasglänzenden Sehnen auszulaufen. Unter dem Microscope erweisen sich die grauröthlichen Faserstränge als aus parallel geordneten gewellten Fasern bestehend, welche in verdünnter Essigsäure aufquellen und sich aufhellen genau wie die Fasern der normalen weissen Sehnen, in die sie continuirlich übergehen. Unterschieden sind sie von den normalen Sehnenfasern nur durch viel feinere Wellung und durch eingelagerte, oft in Längsreihen geordnete Haematoidinkörnchen und -Schollen, sowie durch allerhand anderen körnigen Detritus zwischen den Fasern. So erklärt sich das trübe Aussehen und die röthliche Farbe dieser neugebildeten Sehnenfasern. Jeder so beschaffene Sehnenstrang ist dicker als die normale Sehne, in welche er ausläuft, etwa noch 1—2mal so dick im Querschnitt, dagegen stets beträchtlich, etwa 10mal dünner als die Muskelsubstanz, in welche er sich fortsetzt. Die Muskelfasern selber verhalten sich durchaus normal; sie sind wie in jedem Muskel von ungleicher Dicke; mittelstarke, noch sehr dünne und ungewöhnlich dicke liegen bei einander und zeigen sehr schöne Querstreifung. Nur innerhalb sehr weniger Muskelfasern finden sich Körnchen, welche auf abnorme regressive Vorgänge zu deuten scheinen. Die Conservirung der im Uebrigen zum Unterricht verwendeten Leiche war durch Injection mit der Schiefferdecker'schen concentrirten Salzlösung in sehr vollkommener Weise geschehen und daher selbst nach wochenlangem Liegen die microscopische Structur sehr wohl erhalten. Diese microsco-

pische Beschaffenheit der grauröthlichen Stränge wurde durch zahlreiche Untersuchungen als durchgehend erkannt; viele in Verbindung mit den beiden normalen Sehnen und mit den normalen Muskelfasern herauspräparirte Stränge wurden in ihrer ganzen Länge successive unter dem Microscope besichtigt und so macro- und microscopischer Befund mit einander verglichen. An der Hand beider Untersuchungsmethode wurde nun folgender wichtige Befund über die Oertlichkeit dieser sehnigen Metamorphose oder Substitution der Muskeln festgestellt.

Auf und neben der Höhe der Convexität der Kyphose bildete also die sehnige Metamorphose die ganze oberflächliche Schicht des M. longiss. dorsi, so dass man geneigt ist, die Erscheinung als eine einfache Druckatrophie aufzufassen. Diese Auffassung muss aber sofort aufgegeben werden, sobald man zwischen diesen Strängen in die Tiefe dringt; denn hier, an den Stellen, wo der Druck am stärksten sein muss, findet man direct über die 8te Rippe gespannt, dunkelrothe, normale Muskelsubstanz. Weiterhin zeigt sich die sehnige Veränderung auch viel weiter unten, an Muskelbündeln, welche überhaupt nicht gekrümmt werden, sondern sich an die Rippen unterhalb der Convexität ansetzen. Das Gleiche gilt für den M. semispinalis und spinalis.

Die Localisation der sehnigen Veränderung in Bezug auf die einzelnen Muskelbündel, in welche diese neugebildeten Sehnenstränge auslaufen, ist sehr verschieden. Bald liegt die Muskelfaser zwischen zwei gleich langen neuen Sehnen, bald ist die der Convexität nähere Sehne die längere, bald ist sie die allein vorhandene. Mag aber die neue Sehne oben oder unten liegen oder sich irgend wie auf beide Seiten vertheilen, immer ist innerhalb jedes gemeinsam entspringenden und inserirenden Muskelfaserbündels die neue sehnige Substanz für alle Muskelfasern gleich lang. Muskel plus neue Sehne dagegen entsprechen in ihrer Gesammtlänge annähernd der Länge gleich gelegener Muskelbündel an einem zum Vergleiche benutzten normalen Menschen.

Die Beweglichkeit der Anheftungsstellen war leider nicht mehr genau festzustellen, da für Unterrichtszwecke das Sternum herausgenommen und das Becken abgetrennt war. Trotzdem liess sich sicher beurtheilen, dass an denjenigen Muskelbündeln, welche über beweglichere Strecken verliefen, welche die Lenden- oder die Halswirbelsäule mitbewegen, die Muskeln weniger durch die sehnige Veränderung verkürzt waren, als an anderen Stellen, welche

in höherem Maasse durch die kyphotische Fixation der Wirbel der Beweglichkeit beraubt waren. So zeigten sich die Fasern des M. longiss. zur 12ten Rippe, sowie die des Semispinalis capitis gar nicht sehnig verändert, während dagegen der von den unteren zu den oberen Brustwirbeln verlaufende Theil des Semispinalis mit blossem Auge nur noch ganz geringe fleischige Strecken erkennen lässt, welche zudem unter dem Microscop sich als aus Längsfibrillen bestehend erweisen, die sich zwar mit Essigsäure nur wenig aufhellen, aber auch keine Querstreifung erkennen lassen und durch Reihen von Haematoidkörnchen von einander getrennt sind. Vielleicht haben wir hier noch nicht leimgebend gewordene, aus den Muskelprimitivfibrillen hervorgegangene Fasern im Sinne Stricker's [1]) vor uns. Von diesem Extreme finden sich nun mit der Zunahme der Beweglichkeit nach oben und unten alle Grade der Ausdehnung des sehnigen Metamorphose bis zum vollkommenen Fehlen derselben an der in ihrer Beweglichkeit nicht geschmälerten Lenden- und Halsgegend. Bezüglich des M. iliocostalis ist zu erwähnen, dass nur die vom Becken zum Thorax verlaufenden Muskelfasern sehnige Verkürzung erfahren haben und zwar in um so ausgedehnterem Maasse, je weiter oben am Thorax sie inseriren, während die von den unteren Rippen entspringenden und an den oberen Rippen inserirenden Fasern keine sehnige Veränderung erkennen lassen. Dies rührt wohl daher, dass der Thorax bei der hochgradigen Kyphose im Ganzen dem Becken genähert worden ist, während die Beweglichkeit der Rippen gegeneinander keine erhebliche Vereinigung erfahren hat.

Einige Maasse mögen eine Vorstellung über die grosse Ausdehnung der sehnigen Veränderungen geben. Dabei ist zu bemerken, dass der M. semispinalis dorsi in unserem Falle, wie auch sonst nicht selten, statt von den Querfortsätzen der Wirbel von den daselbst verlaufenden langen Ursprungssehnen der M. longiss., mittelbar also von den Dornfortsätzen der Lendenwirbel entspringt und danach mit zum M. spinalis gerechnet werden muss.

---

[1]) S. Stricker. Vorlesungen über allgemeine und experimentelle Pathologie. Wien 1878. pag. 365.

Muskel.	Ansatz.	Untere neugebildete Sehne	Muskel.	Obere neugebildete Sehne
Longiss.	9. Rippe	3,5 ctm	2,8 ctm	3,5 ctm
derselbe	derselbe	6,9	2,8	0
derselbe	11. Brustwirbel	5,2	2,2	1,3
derselbe	derselbe	4,3	2,2	2,1
Spinalis	1. Lenden- bis 8. Brustwirbel	3,6	0	3,6
derselbe	1. Lenden- bis 6. Brustwirbel	2,5	0,8	1,2
derselbe	3. Lenden- bis 6. Brustwirbel	1,9	2,3	2,5
derselbe	2. Lenden- bis 6. Halswirbel	2,2	4,1	1,2
Multifidus	8.—5. Brustwirbel	1,2	1,4	0
Semispinalis	7. Brust- bis 4. Halswirbel	0	3,7	1,4
derselbe	derselbe	0,8	3,7	0,6
derselbe	derselbe	1,4	3,7	0
Iliscostalis	Becken bis 5. Rippe	0,	6,5	4,0

Die Bedeutung dieses Befundes kann nicht zweifelhaft sein. Es ist durch die Kyphose eine hochgradige Verminderung, an einigen Stellen vollkommene Aufhebung der Beweglichkeit eingetreten und entsprechend dieser Verminderung sehen wir die Muskelfasern verkürzt, bei Erhaltung der normalen Dicke und Beschaffenheit; an der Stelle der fehlenden Muskelsubstanz findet sich neugebildete Sehnensubstanz, welche von normaler Sehnensubstanz nur durch einige accessorische Eigenschaften unterschieden ist. Diese sehnige Muskelverkürzung findet meist an beiden Enden der Fasern, aber nur selten in gleichem Maasse statt; weniger häufig befindet sich die Veränderung blos auf einer Seite der Fasern. Diese ungleiche Vertheilung scheint, wie hier blos nebenbei bemerkt sei, eine Anpassung an die Raumbeengung, also an den Druck der benachbarten Theile aufeinander zu sein, der Art, dass sich die durch andere Ursachen bedingte Muskelveränderung an diesen Stellen als den Prädilectionsstellen localisirt.

Besonders günstig ist im vorliegenden Falle, ausser dem offenbar langen Bestehen der Affection und dem Mangel jeder Entzündung, der Umstand, dass die Kyphose die Muskeln nicht, wie bei

den Pronatoren der Fall war, im Zustande der Verkürzung, sondern im Zustande der Streckung in ihrer Bewegung beschränkt, so dass zur einfachen Schrumpfung keine Gelegenheit gegeben ist. Ebenso wichtig ist vielleicht der weitere Umstand, dass das Individuum mit seiner Kyphose nicht den begüterten Ständen, sondern der arbeitenden Klasse angehörte. Im anderen Falle würden durch die übliche Schonung und Verweichlichung solcher alsdann ewigen Patienten die langen Rücken-Muskeln der Inactivität und damit der Inactivitätsatrophie verfallen sein. Mit jeder längeren Inactivität ist aber bekanntlich ein Circulus vitiosus eingeleitet. Die nicht gebrauchten Theile werden schwach und danach schon bei geringen Anstrengungen schmerzhaft, wenig widerstandsfähig, somit immer weniger brauchbar und gebraucht; sie verfallen der einfachen Atrophie und schliesslich der Allotrophie, einem niederen Zustand, in welchem sie, ohne noch Fleischprismen zu enthalten, viele Jahre lang fortleben können, wie wir das an ankylotischen Beinen oder an Amputationsstümpfen nicht selten zu sehen Gelegenheit haben.

Hier aber war das Individuum auf kräftige Thätigkeit angewiesen; die Theile blieben daher gesund und widerstandsfähig, soweit sie gebraucht wurden, so dass auch der gesteigerte Druck, welcher durch Spannung der Muskelfaserbündel über die Connexität entstand, ihnen nichts anhaben konnte. Wo die Muskeln dagegen nicht gebraucht wurden und sich daher nicht normal zu erhalten vermochten, blieb in Folge dieser kräftigen Thätigkeit der übrigen Theile weder Raum noch Ruhe zu dem allotrophischen Leben, in welches die inactiven Theile verfallen; der Druck nöthigte sie zum Schwund, und der kräftige Zug der thätigen Theile der Muskelfasern veranlasste Sehnenbildung in den unthätigen Theilen oder an der Stelle derselben. Statt der wahrscheinlich normal lang bleibenden aber verfetteten, atrophischen und allotrophischen Muskelfasern wohlhabender, gepflegter Individuen, entstanden hier verkürzte thätig-dicke, in ihrer Qualität normal beschaffene Fasern, welche sich in neugebildete Sehnen fortsetzten, die unter der Einwirkung des kräftigen Zuges entstanden waren.

Nachdem dieses Resultat über die nachträgliche Muskelverkürzung unter Neubildung von Sehnensubstanz gewonnen worden war, entschloss ich mich, zum Vergleiche auch noch eine Hälfte des Rückens des rachitischen kyphoscoliotischen Zwerges, welcher für eine andere Untersuchung aufbewahrt war, zu verwenden. Es zeigten sich auch hier die Muskeln gut ausgebildet, selbst auf der Convexität der Krümmung und ganz wie im vorstehenden Falle, ent-

sprechend der Verminderung der Beweglichkeit mehr oder weniger, im Maximum bis auf $^1/_3$ des Normalen verkürzt. Wie erwartet trat aber hier als Unterschied hervor, dass an den Sehnen keine Verschiedenheit ihrer Theile kenntlich war, dass jede Sehne in ganzer Länge gleiche Dicke und weisse atlasglänzende Beschaffenheit darbot.

So haben wir also ausser der nachträglichen Muskelverkürzung unter Verlängerung der Sehne auch noch ein evidentes Beispiel der Sehnenverlängerung beim Zurückbleiben des Muskelwachsthums gewonnen.

Es ist nun die Frage zu erörtern: Worin besteht morphologisch betrachtet das nachträgliche Kleinerwerden der Muskeln mit und ohne Sehnenverlängerung?

Im bisherigen Verlauf der Untersuchung ist als Muskellänge immer der Abstand der beiden Sehnenenden in extremen Zuständen der Entfernung derselben von einander bezeichnet worden, ohne dass wir uns mit der Beschaffenheit des dazwischen eingeschalteten Muskels selber befasst haben. Dies wird jetzt nachzuholen sein. Dabei entsteht zunächst die Frage, wie soll überhaupt morphologisch die Länge eines Gebildes fest bestimmt werden, das physiologisch seine Länge um 85 $^0/_0$ (nach Weber), oder um noch mehr (nach Engelmann), vom Zustande stärkster Dehnung aus gerechnet, verändern kann? Ist es im physiologischen Ruhezustand zu messen? Diesen können wir aber leider schon experimentell nicht genau herstellen, geschweige denn, dass sich unser Leichenmaterial in demselben befunden hätte. Oder sollen wir den Zustand der stärksten Dehnung des isolirten Organes als Ausgangspunkt nehmen? Dabei aber bestimmen wir nicht einen Zustand der Muskelsubstanz, sondern des interstitiellen Bindegewebes und des Sarcolemma's und verfallen somit in denselben Fehler wie Ed. Weber bei Aufstellung seines paradoxen Gesetzes von der grösseren Dehnbarkeit des thätigen als des unthätigen Muskels, indem wir ganz verschieden Bedingtes unter einem gemeinsamen Principe vereinigen. Es sei aber nicht unterlassen zu erwähnen, dass in der That unsere als verkürzt bezeichneten Muskeln, auch nach dem Herausschneiden bei geringem Zug nicht länger wurden als die maximale Entfernung beider Sehnenenden betrug, so dass dadurch allerdings ein wirkliches, der Verlängerung des Abstandes der Sehnenenden entsprechendes Kürzersein sich augenscheinlich darstellt.

Aber worin besteht dieses Kürzersein, soweit es die Muskel-

substanz angeht? Ist es etwa blos ein dauernd gewordenes Contractionsphaenomen?

Um diese Fragen beantworten zu können, muss zunächst die Länge der normalen Muskeln morphologisch, d. h. unabhängig von den wechselnden physiologischen Zuständen ausgedrückt werden. Dies kann nur geschehen durch Berücksichtigung der morphologischen Elementartheile der Muskeln, der Fleischprismen und zwar durch die Zahl derselben, soweit sie hintereinander liegen und so die Länge des Muskels unabhängig von seinen verschiedenen physiologischen Zuständen constituiren. Diese Zahl ist zu bestimmen, indem man bei gemessener äusserer Länge des Muskels an Theilen desselben unter Vermeidung jeder Dehnung microscopisch die mittlere Höhe der Fleischprismen oder der Querscheiben bestimmt und mit dieser Grösse in die Gesammtlänge dividirt. Aber die so für die einzelnen Muskeln gewonnenen Zahlen sind wiederum blos dann unter einander direct vergleichbar, wenn nachgewiesen ist, dass die Fleischprismen aller zu vergleichenden Muskeln in gleichen physiologischen Zuständen gleich gross sind. Von solchen Zuständen können wir an der Leiche mit einiger Wahrscheinlichkeit der Vergleichbarkeit blos die beiden extremen Zustände erkennen, den Zustand höchster Vergrösserung und den Zustand grösster Verlängerung. Besonders das letztere wird voraussichtlich in jedem Muskel sich finden, da die intramortalen Contractionen stets wellenförmig ablaufen und daher die nicht verkürzten Theile passiv dehnen müssen. Sind aber die längsten Fleischprismen in den verschiedenen Muskeln ungleich, so wird diese Differenz für eine genaue Vergleichung mit in Rechnung zu ziehen sein.

Es soll an dieser Stelle nicht auf die Feinheiten dieser schwierigen Untersuchung und auf die Vermeidung der Fehlerquellen eingegangen und ebensowenig die hierbei zur Geltung kommende structurelle Wirkung der Todtenstarre und ihrer Lösung erörtert werden, da in unseren Fällen die Verhältnisse in so grossen Veränderungen sich abspielen, dass für die Beurtheilung des Principiellen des Geschehens diese Feinheiten nicht in Betracht kommen. Wohl aber wird das hier Unterlassene bei einer anderen späteren Gelegenheit eingehend nachzuholen sein.

Das kurz gefasste Resultat, der an den Pronatores quadrati des rachitischen Zwerges und der anderen oben ausführlicher berechneten Fälle, sowie an den langen Rückenmuskeln des Kyphotischen und an den abnorm langen Muskelvarietäten angestellten Messungen, ergab nun, dass die mittleren und die extremen

Grössen der Fleischprismen bei den verkürzten und verlängerten Muskeln so wenig von denen der normalen Muskeln abweichen, dass der Grössenunterschied der ganzen Muskeln, wenn überhaupt, so nur zum allergeringsten Theile auf eine Verkleinerung resp. Vergrösserung der Fleischprismen zurückzuführen ist; ein Resultat, welches trotz der beträchtlichen Fehlerquellen der Methode in Folge der grossen Verkürzung vieler unserer Muskeln auf $\frac{1}{3}$ ihrer natürlichen Länge unzweifelhaft festzustellen war.

Im Wesentlichen besteht danach die von uns als eine Anpassung an verminderte Bewegungsgrösse nachgewiesene Muskelverkürzung in einer entsprechenden Verminderung der Zahl der die Muskellänge constituirenden Fleischprismen ebenso, wie die Muskel-Verlängerung auf einer Vermehrung derselben beruht.

Somit haben wir das morphologische Wesen der Regulation der Muskellänge erkannt, und es hat sich als ein einheitliches erwiesen in allen von uns unterschiedenen Fällen, sowohl beim Grösserwerden, wie beim Kleinerbleiben, bei dem nachträglichen Kleinerwerden mit und ohne Verlängerung der Sehne. Ich will noch hinzufügen, dass diese letztere Distinction, das Kleinerwerden der Muskeln mit und ohne Verlängerung der Sehne, mit dieser Einheitlichkeit der Vorgänge im Muskel schon einen Theil ihres Werthes verliert, und ich werde demnächst Mittheilungen zu machen haben, welche ihr auch noch den grössten Theil ihrer übrig gebliebenen Bedeutung entziehen und sie fast blos als eine analytische Hülfsannahme erscheinen lassen.

B. Theorie der Selbstregulation der morphologischen Muskellänge und -Dicke durch den Act der Function.

In Vorstehendem ist festgestellt worden, dass die morphologische Länge der Muskeln nach dem Maasse der Beweglichkeit ihrer Enden regulirt wird, sowohl während des Wachsthums des Individuums, wie nach dem Aufhören des allgemeinen Körperwachsthums, sowohl in progressiver wie in regressiver Weise.

Wodurch wird nun diese Regulation hervorgebracht, wodurch und wie wird sie vermittelt?

Da es zweckmässig ist, eine Erklärung, welche der Wahrheit nahe kommen soll, nicht auf eine einzige Thatsache zu basiren und allein für deren Ableitung einzurichten, sondern möglichst

vielseitig zu fundiren, so wollen wir bei unserer Erklärung noch eine andere Art morphologischer Selbstregulation der Muskeln in Berücksichtigung ziehen, die Regulation der Muskeldicke. Die Thatsache, dass die Dicke der Muskeln nach dem Maasse ihrer functionellen in Anspruchnahme regulirt wird, bedarf keiner neuen Bestätigung. Aber es bleibt noch die für uns wichtige Frage zu erledigen, wie sich bei dieser Regulation der Dicke die Länge des Muskels verhält, ob diese letztere nicht zufolge des interstitiellen Muskel-Wachsthums, welches einen Körper am einfachsten nach allen Richtungen des Raumes in gleicher Weise auszudehnen tendiren wird, zugleich eine Aenderung erfährt. Und weiterhin ist auch noch das Umgekehrte festzustellen, wie sich bei der Regulation der Länge die Dicke der Muskeln verhält.

Die Regulation der Muskeldicke angehend, so ist bekannt, dass gar nicht oder nur sehr wenig gebrauchte Muskeln sehr dünn bleiben, dass also schon zur Ausbildung einer normalen mittleren Muskelstärke ein gewisses Maass von Function unerlässlich nöthig ist, wenn auch dieses Maass je nach den vererbten Qualitäten des Muskelgewebes zur Ausbildung derselben Muskeldicke im einen Falle ein viel grösseres sein muss als im anderen. In Folge dieser hochgradigen Abhängigkeit der Muskeldicke von der Function können am erwachsenen Menschen alle gesund aussehenden Muskeln als in ihrer Stärke von dem Maasse ihrer Function bestimmt angesehen und zu einem Vergleiche des Verhaltens der Länge bei Activitätshypertrophie der Dicke verwendet werden. Dagegen ist die reine Inactivitätsatrophie für sich allein eine so seltene Affection, dass es schwer sein würde, das nöthige Material für unseren Zweck zu beschaffen, wenn wir nicht das allerdings stark mit Inanitionsatrophie combinirte gewöhnliche atrophische Material der anatomischen Anstalten in Verwendung ziehen wollten. Indess glaube ich, dass letzterer Umstand für eine Annäherung ersten Grades, für blose Feststellung des ersten Hauptfactors der Regulation nicht nur ohne Schaden übersehen werden kann, sondern geradezu als ein Vorzug zu betrachten ist; letzteres deshalb, weil nach den allerdings wenigen von mir an Muskeln angestellten Untersuchungen, welche der reinen Inactivitätsatrophie verfallen waren, anzunehmen ist, dass in diesen Fällen die Länge durch äussere Momente gerade in umgekehrtem, der Atrophie widersprechendem Sinne beeinflusst wird.

Tabelle II.

Musc. bicipit. brachii capita brevia.

No.	Querschnitt des Muskels	Muskellänge	Länge des Humerus	Die Muskellänge auf 30 ctm. Länge des Humerus berechnet
	□ctm.	ctm.	ctm.	ctm.
1	6,0	14,0	30,2	14,0
2	4,7	15,5	33,9	13,6
3	4,0	17,5	33,8	15,5
4	3,8	15,7	31,2	15,1
5	3,3	14,7	29,7	14,9
6	3,2	11,6	28,6	12,2
7	3,1	12,2	29,3	12,5
8	3,0	11,3	30,1	11,2
9	3,0	14,3	31,8	13,8
10	2,4	12,6	27,8	13,6
11	2,4	14,5	32,7	13,3
12	2,2	10,5	28,2	11,2
13	2,2	15,5	32,1	14,5
14	2,0	13,2	28,2	14,0
15	1,9	16,1	33,0	14,6
16	1,8	12,4	29,7	12,5
17	1,3	13,5	25,6	15,8
18	1,0	16,3	28,9	16,9
19	0,9	11,6	29,0	12,0
20	0,6	14,1	28,6	14,8
21	0,4	12,0	28,2	12,7
22	0,3	12,7	27,5	13,5

Tabelle III.

Musc. supinatores longi.

No.	Querschnitt des Muskels	Längstes Muskelfaser-bündel	Länge der Ulna	Die Muskellänge auf 25 ctm. Länge der Ulna berechnet
	□ctm.	ctm.	ctm.	ctm.
1	4,0	24,2	28,9	20,9
2	3,6	24,4	28,5	21,4
3	3,0	21,9	25,1	21,8
4	2,4	24,2	26,0	23,3
5	2,1	21,2	21,5	24,7
6	2,1	25,5	29,1	22,0
7	2,0	26,3	26,6	24,7
8	1,5	20,0	25,3	19,8
9	1,4	21,5	25,0	21,5
10	1,2	25,6	26,3	24,0
11	1,2	24,8	26,4	23,5
12	0,9	22,0	24,3	22,6
13	0,9	25,6	25,2	25,5
14	0,8	26,0	26,5	24,9
15	0,6	20,8	23,6	22,0
16	0,6	24,4	27,0	22,6
17	0,5	20,7	23,3	22,2
18	0,4	20,7	24,1	21,3
19	0,4	24,2	27,3	22,2
20	0,3	19,7	22,2	22,1

Tabelle II enthält die Resultate, welche an den kurzen Köpfen der Musc. bicipites brachii von 22 erwachsenen normal beweglichen Menschen durch Messung bei gestrecktem Vorderarm und an die Seite des Rumpfes angelegtem Oberarm gewonnen wurden. Bei einer Aenderung der Querschnitte der Muskeln um das Zwanzigfache oder also der Durchmesser um das 4,4 fache variiren schon die absoluten Längen verschieden grosser Menschen nur um die Hälfte; und wenn die Verschiedenheit der absoluten Grösse der Individuen eliminirt wird, indem man die Muskellängen auf gleiche Längen der Armknochen reducirt, so sind die Längenunterschiede noch geringer. Die noch verbleibenden Unterschiede aber vertheilen sich ganz regellos, gehen in keiner Weise mit den Aenderungen der Muskeldicke zusammen.

Fügen wir zu diesem an einem gleichlang-faserigen zweigelenkigen Muskel gewonnenen Befunde noch die Messungen der längsten Faserbündel eines eingelenkigen, ungleichfaserigen Muskels, des M. supinator longus s. brachioradialis bei gestrecktem Arm hinzu, so erhalten wir ganz dasselbe Resultat. Die Querschnitte schwanken, wie Tabelle III erkennen lässt, um das Dreizehnfache, die Durchmesser also um das 3,5 fache, ohne dass die Längen sich mehr als um ein Viertel verändern, und die letztern Schwankungen stehen wiederum in keiner Beziehung zu denen der Dicke.

Die Bewegungsgrösse ist in diesen Fällen nicht besonders gemessen, sondern blos durch passive Ausführung der möglichen Bewegungen als nicht wesentlich beschränkt beurtheilt worden; trotzdem aber können geringe Schwankungen auch dieser Grösse vorhanden gewesen sein, und von ihnen sind wohl die gefundenen Ungleichheiten der Muskellänge zum Theil abzuleiten.

Aus beiden Tabellen ergiebt sich also evident, dass bei der Zu- und Abnahme der Dicke der Muskeln durch Zu- und Abnahme der bezüglichen Functionsgrösse die Länge der Muskeln nicht verändert zu werden braucht; und weiterhin folgt aus den untersten Zahlen jeder Tabelle, dass dasselbe auch bei der Inanitionsatrophie zu gelten scheint.

Tabelle IV.

Musc. pronatores quadrati.

		Längste Muskelfaser in Supination	Gewicht des Muskels	Gewicht reducirt auf 30 mm. Länge des Muskels	Verkürzungsgrösse	Bewegungsgrösse
		mm.	grm.	grm.	%	°
1	78 dext.	25	11,3	13,5	56	118
2	78 sin.	28	10,5	11,3	60	141
3	79 sin.	28	12,1	13,0	49	90
4	88 sin.	29	7,3	7,5	59	115
5	83 sin.	30	4,0	4,0	65	179
6	88 dext.	30	7,8	7,8	65	126
7	84 sin.	30	12,6	12,0	57	120
8	83 dext.	31	4,0	3,9	64	163
9	70 dext.	31	4,0	3,9	61	143
10	80 dext.	31	12,0	11,6	52,5	112
11	100 sin.	31	14,0	13,5	54	89
12	110 sin.	32	7,0	6,6	55	146
13	77 dext.	33	5,8	5,3	63	162
14	74 dext.	33	8,4	7,6	33	87
15	75 sin.	33,5	6,8	6,1	64	—
16	90 sin.	34	7,0	6,2	61	134
17	76 dext.	34	12,1	10,7	54	104
18	84 dext.	34	13,0	11,5	52,5	130
19	73 dext.	35	8,8	7,5	57	151
20	112 dext.	35	13,5	11,6	55	108
21	100 dext.	35	15,0	12,8	52	133
22	111 sin.	35,5	8,0	7,0	60	178
23	85 dext.	36	14,5	12,1	61	145
24	85 sin.	36	15,0	12,5	65	145
25	70 sin.	36,5	3,6	3,0	61,5	180
26	69 dext.	41	14,8	10,8	51	150

Das Verhalten der Dicke bei Aenderung der Länge ist an den in Tabelle IV zusammengestellten Musc. pronatores quadrati deutlich zu erkennen. Statt des Querschnittes, welcher bei diesem Muskel in Folge der vielfachen, etwa 15 fachen Fiederung erster und zweiter Ordnung nicht genau zu bestimmen ist, wurden die Muskeln gewogen. Damit wird die Uebersicht etwas complicirter, denn wenn ein Muskel bei gleicher Dicke kürzer wird, so muss sich auch sein Gewicht der Verkürzung entsprechend vermindern. Dieser Factor kann aber dadurch wieder annähernd eliminirt werden, dass die wirklichen Gewichte der nach ihrer absoluten Länge angeordneten Muskeln auf gleiche Längen reducirt, angegeben werden, wie in Columne V geschehen ist.

Wir sehen die Länge unserer Muskeln von 25—41 mm. und die zugehörigen, auf gleiche Längen reducirten Gewichte, von 13,5 auf 10,8 schwanken, sodass der kürzeste Muskel sogar beträchtlich dicker ist als der längste. Zwischen diesen Längen variiren die reducirten Gewichte, also auch die Dicken wie 3,0 : 13,5, die Durch-

messer somit wie 1 : 2,1 und zwar in vollkommen unregelmässiger von der Länge durchaus unabhängiger Weise. Dasselbe geht auch schon aus den Tabellen II und III hervor, nur dass hier die Variationen der Länge etwas geringer sind, ebenso wie auch Tabelle IV selbstverständlich in ersterem Sinne, für die Unveränderlichkeit der Länge, bei Aenderungen der Dicke verwerthet werden kann.

Alle drei Tabellen, sowie die früher gefundene normale Dicke der langen Rückenmuskeln des Kyphotischen bei einer Verkürzung bis auf $\frac{1}{3}$ der normalen Länge erweisen übereinstimmend, dass die Veränderungen der Dicke und der Länge der Muskeln, welche durch die Alteration der Function bedingt werden, unabhängig von einander stattfinden können. Es ergiebt sich somit das Gesetz der dimensionalen Activitätshypertrophie und Inactivitätsatrophie: Die Activitätshypertrophie und die Inactivitätsatrophie der Muskeln beschränken sich auf diejenigen Dimensionen des Organes, welche in vermehrtem oder vermindertem Maasse in Anspruch genommen werden.

Diese Bestimmung hindert nicht, dass ein Muskel gleichzeitig in die Dicke und in die Länge wächst; nur müssen dazu Combinationen beider Wachsthumsursachen eintreten, was in der Jugend normal der Fall ist und auch nach dem Erwachsensein nicht selten vorkommt.

Die Erscheinungen dieses Gesetzes der dimensionalen Beschränkung der Activitätshypertrophie und Inactivitätsatrophie sind es, für welche im folgenden ein Erklärungsversuch gemacht werden soll.

Erklärungen für die Verdickung der Muskeln durch kräftigere Function sind schon wiederholt mehr oder weniger bestimmt ausgesprochen worden. Ihre Leistungsfähigkeit wird am besten daran geprüft, ob sie im Stande sind, die dimensionale Beschränkung der Veränderungen zu erklären. An dieser Aufgabe scheitert für sich betrachtet schon vollkommen die trotz der Einsprache Johannes Müller's und Virchow's am allgemeinsten verbreitete Ableitung, diejenige aus der sogenannten functionellen Hyperämie, d. h. aus der Vermehrung des Blutzuflusses, welche die Function zu begleiten und eine Zeit lang zu überdauern pflegt.

Die ewig wiederkehrende Verwechselung der, hier übrigens nicht einmal absoluten, Conditio sine qua non mit der Causa efficiens ist die Veranlassung der Verbreitung dieser am Erwachsenen durch keine einzige Thatsache bezeugten Erklärung. Prüfen

wir diese angebliche Ursache an unserer Aufgabe, so leuchtet auf die erste Ueberlegung ein, dass die functionelle Hyperämie resp. der Mangel derselben nicht im Stande sind, bald die Länge bald blos die Dicke zu vergrössern resp. zu verkleinern. Sie können nur günstige Vorbedingungen zu diesem durch andere Ursachen bedingten und localisirten Erfolge abgeben. Das Gleiche gilt von der Dehnung des Sarcolemma [1]) während der Function. Diese mag den Stoffwechsel der Muskelfaser erleichtern, die dimensionale Anlagerung oder Aufzehrung von fungirenden Elementartheilen kann sie nicht bestimmen. Auch der jetzt wieder so geschätzte, von der Function unabhängige, trophische Einfluss des Centralnervensystemes ist durch keine bekannte Einrichtung der Art localisirbar, dass er die dimensionale Hypertrophie und Atrophie zu erklären vermöchte, wenn schon vielleicht einem solchen Einfluss eine nicht unbeträchtliche, den Stoffumsatz anregende und dadurch erhaltende, oder die Heizung des ganzen Organismus regulirende Wirkung zukommen mag. Eine zweckmässig gestaltende Wirkung dagegen kann ihm bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse in keiner Weise zuerkannt werden.

Nach Ausschluss dieser Möglichkeiten, welche ich andern Ortes bereits allgemeiner und ausführlicher widerlegt habe [2]), gelangen wir auf denjenigen Weg, welcher allein zu einer Lösung der Frage führen kann. Dieser Weg ist vor längerer Zeit schon von bedeutenden Männern eingeschlagen worden. Joh. Müller [3]) und nach ihm Henle [4]) haben die qualitative Anpassung auf die Wirkung der functionellen Reize zurückgeführt und Letzterer speciell auf die Summation derselben. Virchow [5]) hat danach auch die quantitative Anpassung von demselben Principe in Abhängigkeit gebracht indem er dem functionellen Reize eine trophische Wirkung zuerkannte, und Cohnheim [6]) hat sich ihm

---

[1]) L. Hermann, Handbuch der Physiologie Bd. I, Theil 1, pag. 136.

[2]) W. Roux, Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig 1881, pag. 137—150.

[3]) Joh. Müller, Handbuch der Physiologie 1837, Bd. II p. 99 und 102.

[4]) Henle, Handbuch der rationellen Pathologie. Bd. I 1846, p. 119.

[5]) R. Virchow, Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie, Bd. I 1854, p. 336.

[6]) Cohnheim, Vorlesungen über allgemeine Pathologie, I. Auflage Bd. I 1877, p. 585—592.

angeschlossen. Die Gründe, welche gegenwärtig für die Richtigkeit dieser Annahme angeführt werden können sind gleichfalls von mir l. c. zusammengestellt und ausführlich discutirt worden, weshalb hier von einer Reproduction derselben Abstand genommen werden soll.

Auch A. Fick[1]), welcher sich am eingehendsten mit unserem Probleme befasst hat, ist der Meinung, „dass die Ernährung der Muskelfaser durch ihre Function mit bedingt ist" und führt im Anschluss daran aus: „Man wird ferner noch sagen können, dass nicht nur der Wechsel des erregten und ruhenden Zustandes zur normalen Ernährung nothwendig ist, sondern dass auch eine wirkliche Veränderung der Länge in Folge dieses Wechsels stattfinden muss. Ich möchte nun diese allgemein anerkannten Wahrheiten vermuthungsweise näher so bestimmen: Die Masse, die ein Muskel in einem gegebenen Augenblicke hat, ist abhängig von der Arbeit, welche er bis zu diesem Augenblicke geleistet hat, dergestalt, dass die Masse mit wachsender Arbeit wächst (jedoch keineswegs etwa proportional) und zwar entsprechend den beiden Factoren der Arbeit Kraft und Weg, die beiden Factoren der Massenzunahme Dickenwachsthum und Längenwachsthum."

Wenn aber in der That nach A. Fick die Masse, welche ein Muskel in einem gegebenen Augenblicke hat, abhängig wäre von der Arbeit, welche er bis zu diesem Augenblicke geleistet hat, dergestalt, dass die Masse mit wachsender Arbeit wächst, so müsste jeder Muskel während des ganzen Lebens mit der Vermehrung der geleisteten Gesammtarbeit stetig, wenn auch nicht proportional an Masse zunehmen; es könnte daher keinen morphologischen Ruhezustand des Organes, kein Gleichgewicht zwischen Organ und Function geben, was der Erfahrung bekanntlich widerspricht. Ausserdem könnte nie Inactivitätsatrophie vorkommen, da durch Mangel weiterer Arbeitsleistung die früher geleistete Arbeit nicht aufgehoben wird. Diese nothwendigen Folgerungen seiner oben citirten Annahme liegen nun nicht im Sinne Fick's, sondern er stellt sich sofort selber in Gegensatz zu denselben, indem er eine für Webers Gesetz zu kurze Muskelfaser „bei der alsdann verhältnissmässig ausgiebigen Dehnung und Verkürzung überkräftig ernährt" werden lässt, und dies zwar blos so lange, bis sie auf Kosten ihrer Sehne die dem Weber'schen Gesetze entsprechende

---

[1]) Ueber die Längenverhältnisse der Scelettmuskelfasern. Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. VII 1860, p. 251—264.

Länge erhalten hat. In gleicher Weise vermuthet er von zu langen Muskelfasern, dass ihre Ernährung schwächer werden würde; da sie bei jeder Zusammenziehung nicht auf die Hälfte ihrer grössten Länge kommen würden; sie würden von den Enden her veröden bis zu der dem Weber'schen Gesetze entsprechenden Länge, womit dann wiederum Gleichgewicht zwischen Zusammenziehung und Ernährung hergestellt wäre.

Ursachen, durch welche die Ernährung bald auf die Dicke, bald auf die Länge localisirt werden kann, giebt Fick nicht an, und da auch kein Beweismaterial für die Thatsächlichkeit solcher Localisation erbracht wird, so liegt das Verdienst seiner Arbeit vorzugsweise in der scharfen theoretischen Trennung der functionellen Bedeutung des Dicken- und Längenwachsthums und in der Thatsache eines von ihm gemachten ersten Erklärungsversuches der Regulation der Muskelgestalt.

Es soll nun der zweite Schritt zu einer solchen Erklärung gethan werden, nachdem zuvor die Thatsachen im Wesentlichen sicher gestellt worden sind. Diese Erklärung wird freilich auch gegenwärtig noch sehr erschwert durch den Mangel an einer genügenden Ausbildung der Physiologie des Muskelwachsthums.

Als von den Vorgängern überkommen und durch deren Beweise genügend gestützt nehme ich die Ansicht an, dass die Ernährung der Muskeln von der Function abhängig ist; dies jedoch in der Weise, dass von einer gewissen, vielleicht kurze Zeit nach dem Beginne der Functionirung jedes Muskels eintretenden Periode der embryonalen oder postembryonalen Entwickelung an, mehr und mehr der functionelle Reiz und die Vollziehung der Function zur Fleischprismenbildung nothwendig werden, ersterer zur Anregung der Bildung, letztere zur vollkommenen Ausbildung; und dass von dieser Zeit an auch zur blossen Erhaltung der schon gebildeten Fleischprismen ein, wenn auch in Intensität und Häufigkeit geringeres Maass von Function nicht entbehrt werden kann. Unter Function des Muskels ist dabei die volle Thätigkeit desselben, also die Ueberwindung eines für jedes Fleischprisma bestimmten Widerstandes und eine gewisse procentisch ausdrückbare Verkürzung der Länge desselben, nicht aber blosse Spannung ohne active Verkürzung verstanden.

Aus diesen Annahmen folgt, dass es Zustände des Gleichgewichts zwischen der Grösse der Function und der Grösse des vollziehenden Substrates geben kann, und wir haben aus unseren Voraussetzungen zwei verschiedene solche Zustände abzuleiten.

Ein Bildungsgleichgewicht, in welchem bei constanter Functionsgrösse keine weitere Anbildung von Fleischprismen stattfindet, und eine darunter gelegene Zone des blossen Erhaltungsgleichgewichtes, innerhalb deren die mittlere Functionsgrösse verkleinert werden kann, ohne dass Schwund von Fleischprismen die Folge ist. Ich bemerke noch bezüglich der Voraussetzung, dass in der Periode des unselbstständigen, „functionellen" Muskellebens die Vollziehung der Function zur Ausbildung von Fleischprismen nöthig ist, dass sie bloss für normale, vor fremden Einwirkungen geschützte und insbesondere für unversehrte Muskeln gelten soll und daher zunächst nichts über die Fleischprismenbildung bei der Regeneration nach Verwundung präjudicirt, da nicht festgestellt ist, ob durch die Verwundung nicht vielleicht, wie bei der Regeneration der niederen Wirbelthiere, selbstständige, den embryonalen vergleichbare Bildungsmechanismen ausgelöst werden.

Ich nehme weiterhin an, dass nach dem zu Ende gehen des selbstständigen vererbten Bildungsvermögens zur Auslösung der Fleischprismenbildung ein höheres Maass von functionellem Reize somit also auch ein höheres Maass von Erregung in der Muskelfaser nöthig ist, als zur blossen Auslösung der mittleren Functionsstärke. Diese Annahmen sind in Verbindung zu bringen mit den physiologischen Thatsachen, erstens dass der functionelle Reiz zur Verkürzung des unbelasteten Muskels anfangs annähernd proportional der Hubhöhe, bei weiteren Verkürzungen, vielleicht von 50 oder 60 % [1]) an aber in viel höherem Maasse zur Hervorbringung gleichen Verkürzungszuwachses vergrössert werden muss, und zweitens, dass eine ähnliche hohe Steigerung des Impulses nöthig ist, um Widerstände, welche ein gewisses mittleres physiologisches Verhältniss zum Muskelquerschnitt resp. zum Querschnitt eines Fleischprisma übersteigen, zu überwinden.

Aus diesen Annahmen und Thatsachen ergiebt sich nun zunächst, dass ein Muskel, welcher zu einer über dem physiologischen Mittel von Kraftgrösse pro Querschnittseinheit und von procentischer Verkürzungsgrösse verwendet wird, nicht blos zur Function, sondern auch zu weiterer Fleischprismenbildung angeregt wird. So geräth die Bildung der Muskelmasse, nicht wie bei Fick in Abhängigkeit von der Summe der Leistung, sondern

[1]) Diese Zahl für Muskeln von verschiedenen Verkürzungscoefficienten genau festzustellen und damit der Morphologie der Muskellänge eine feste physiologische Grundlage zu geben, würde eine sehr dankenswerthe Aufgabe für einen Physiologen sein.

von der Intensität derselben; an die Stelle der successiven Leistung tritt die gleichzeitige Leistung. Damit sind die den Thatsachen widersprechenden Consequenzen der Annahmen dieses Autors vermieden und eine den wahren Verhältnissen des Muskelwachsthums entsprechende Grundlage ist gewonnen. Steigt die mittlere Gebrauchsintensität, so steigt jetzt auch die Muskelmasse solange, bis jedes Fleischprisma wieder blos zur mittleren Intensität beansprucht wird; sinkt die mittlere Gebrauchsintensität, so wird sich die vorhandene Muskelmasse zunächst nicht vermindern, da nach unserer den Thatsachen angepassten Annahme zur Erhaltung der Fleischprismen eine geringere Gebrauchsintensität nöthig ist als zur Bildung; erst wenn die mittlere Gebrauchsintensität unter dieses Verhältniss, unter die untere Grenze des Erhaltungsgleichgewichtes herabgesetzt ist, wird eine entsprechende Verminderung der Muskelmasse die Folge sein.

Damit hat die Regulation der Muskelmasse im Ganzen ihre Erklärung gefunden; es bleibt nun die schwierigere Ableitung der dimensionalen Localisation der morphologischen Anpassung der Muskeln bei Vergrösserung resp. Verkleinerung der zu bewältigenden Widerstände oder der mittleren Verkürzungsgrösse.

Stellen wir uns vor, es werde eine in Dicke und Länge vollkommen den mittleren Beanspruchungen angepasste Muskelfaser, in welcher also Gleichgewicht zwischen functioneller Beanspruchung und vollziehendem Substrat besteht, wiederholt zur Hebung grösserer Lasten oder zur Production grösserer Beschleunigung, also zur Ueberwindung grösserer Widerstände verwandt, so sind dazu über mittelkräftige Impulse nöthig, und eine Neubildung von Fleischprismen also Vermehrung der Muskelmasse wird dabei angeregt. Da aber nach unserer Annahme diese Neubildung von Fleischprismen blos da erfolgen kann, wo letztere während ihrer Ausbildung schon fungiren können, und da die Bedeutung des Bildungs-Gleichgewichtes zwischen Function und Substrat darin besteht, dass die Function gerade die vorhandenen fungirenden Theile in ihrer Zahl und Anordnung, aber nicht mehr derselben, hat bilden können, so wird bei verstärkter Function eine Ausbildung neuer fungirender Theile nur an denjenigen Stellen stattfinden können, wo die Functionsgelegenheit eine grössere geworden ist; und das ist bei alleiniger Vergrösserung der zu bewältigenden Widerstände blos im Querschnitt. Daher kann blos dieser letztere durch An- oder Einfügung neuer Fleischprismen vergrössert werden, und letztere müssen sich zu Primitivfibrillen

zusammenordnen, da sie einzeln keine äusseren Widerstände zu überwinden Gelegenheit haben.

Dieselbe Aenderung der Beanspruchung wird auch eintreten, wenn ohne Verstärkung der äusseren Widerstände blos die inneren Contractionswiderstände in der Faser durch anhaltende oder oft nach einander wiederholte Ausübung der Function vermehrt werden, da alsdann durch Anhäufung der Umsetzungsproducte und durch ungenügende Regeneration die inneren Widerstände eine Vermehrung erfahren, zufolge deren stärkere Impulse zur weiteren Ausübung der Function nöthig werden. So erklärt sich auch ein gewisses Stärkerwerden der Muskeln bei geringen aber oft wiederholten oder langandauernden Kraftproductionen, welches in praxi zur Beobachtung kommt; selbstverständlich aber nur, wenn schädigende Ueberanstrengung vermieden wird. Gleichzeitig findet stets eine qualitative Anpassung statt, welche auf andere Weise sich ableitet[1]).

Würde dagegen die im Gleichgewichte von Function und Substrat sich befindende Faser ceteris paribus zu grösserer Hubhöhe verwandt, so wird durch die stärkeren Impulse wiederum die Fleischprismenbildung ausgelöst; aber die Bildung selber wird jetzt, da im Querschnitt Gleichgewicht zwischen Function und Substrat besteht, nur in der Längsrichtung, in der Einfügung in oder in der Anfügung an die praeexistirenden Primitivfibrillen möglich sein. Ist für die stärkere Verkürzung erst der Spielraum der Gelenke durch Dehnung von Bändern zu vergrössern, so steigen damit zugleich die äusseren Widerstände und dann wird auch eine gleichzeitige entsprechende Verdickung der Fasern nicht ausbleiben.

Aus den gleichen Ursachen wird bei dauernder Verminderung der Verkürzung, durch Verminderung der Functionsgelegenheit unter die untere Grenze des Erhaltungsgleichgewichts in der Länge, eine Verkürzung unter Ausfall von Fleischprismen in der Länge jeder Primitivfibrille erfolgen müssen, da nicht mehr alle Fleischprismen sich bis zu dem für die dauernde Erhaltung nöthigen Grade verkürzen können; und das Gleiche muss bei Verminderung der Kraft der Contraction in der Dicke unter zu Grunde gehen ganzer Primitivfibrillen stattfinden.

Aber es entsteht nun die Frage, welche Einzelnen von allen Fleischprismen in beiden Fällen zu Grunde gehen sollen. Es scheint, dass alle Fleischprismen des Querschnittes resp. der Länge

---

[1]) S. Kampf der Theile im Organismus p. 77—83.

durch die Verminderung der Function gleichmässig in ihrer Erhaltungsfähigkeit herabgesetzt werden und daher gleichzeitig dem Schwunde anheimfallen müssen. Ist dies in der That die richtige Auffassung oder sind localisirende also auslesende Momente vorhanden?

Bei der bisherigen Ableitung kam der Impuls, der functionelle Reiz blos durch seine Intensität zur Geltung; das dimensional Localisirte und daher zufolge unserer Hypothese, dass die Functionsvollziehung zur Fleischprismenbildung und Erhaltung nöthig ist, auch die Ausbildung und den Schwund dimensional Localisirende war allein die Functionsgelegenheit.

Zur Auffindung der dabei noch fehlenden Localisation des Schwundes innerhalb jeder Dimension müssen wir den Vorgang der in Thätigkeit Setzung der Muskelfaser uns genauer vorstellen. Es ist zunächst bemerkbar, dass auch der functionelle Reiz in gewisser Weise localisirt ist, denn er wird jeder Muskelfaser nur von einer oder wenigen Stellen aus zugeführt und muss sich von diesen Stellen aus in der Länge der Faser verbreiten. Da ferner die Zuführungsstelle an der Peripherie der Faser gelegen ist und zudem blos einen Theil derselben einnimmt, so muss sich der Impuls von dieser Stelle aus auch successive im Muskelquerschnitt verbreiten. Diese Succession in der Ausbreitung des Impulses ist für die Activitätshypertrophie ohne wesentliche Bedeutung, dagegen bestimmt sie nothwendigerweise den Sitz der Inactivitätsatrophie, und es kommt dabei nicht in Betracht, ob der Impuls selber sich in der ganzen Faser verbreitet und allenthalben die Auslösung der Thätigkeit bewirkt, oder ob der Impuls nur am ersten Orte auslösend wirkt und die Auslösung sich dann fortpflanzt wie in einer angezündeten Pulvermine; da für unseren Zweck blos die Localisation, nicht die Natur des Vorganges von Bedeutung ist.

Wir haben keine Kenntniss davon, in welcher Weise sich die Erregung in der Querscheibe des Muskels verbreitet, aber den morphologischen Verhältnissen nach ist eine, wenn auch minimale Ungleichzeitigkeit der Ausbreitung wahrscheinlich, denn nur unter dem Vorhandensein der künstlichsten Apparate ist eine gleichzeitige Erregung der dem Nervenendhügel nächsten und fernsten Theile der anstossenden Querscheiben denkbar. Wenn nun unsere Voraussetzung, dass solche bezüglichen Einrichtungen, welche die Ausbreitung in der Nähe der Nervenplatte verhindern und in der Ferne begünstigen müssten, nicht vorhanden sind, richtig ist,

dann werden auch die Fleischprismen derselben nacheinander in Thätigkeit treten müssen; und sind die von dem Muskel zu überwindenden Widerstände gering, so wird denjenigen Fleischprismen des Querschnittes, welche zuletzt erregt werden, die Function von den anderen vorweggenommen werden. Denn wenn auch diese Succession der Erregung nur ein Tausendstel der functionellen Zeit der Umsetzung der Erregung eines Fleischprisma's in Verkürzung betrifft, so werden doch die constant in dieser Beziehung benachtheiligten Fleischprismen, vielleicht auch die ganzen zugehörigen Primitivfibrillen bei dauernder Verringerung der Function des Muskels zuerst schwinden müssen, da sie immer erst in Thätigkeit zu treten beginnen, wenn die geringe Function bereits von den günstiger situirten und daher früher erregten Fleischprismen vollzogen ist, so dass ihnen kein Widerstand zu überwinden bleibt.

Noch evidenter ist derselbe Vorgang bei der Ausbreitung der Erregung in der Länge der Faser. Mag man im Zweifel sein, ob diese Ausbreitung im Leben wirklich ebenso wie im Absterben, d. h. wellenförmig oder aber continuirlich von den Nerveneintrittstellen aus erfolgt, die Thatsache der Succession ist durch directe Beobachtung festgestellt, und es ist daher bei zu langer Faser unausbleiblich, dass die von den Nerveneintrittsstellen entferntesten Querscheiben die Erregung zur Verkürzung erst empfangen, wenn die gestattete Excursionsgrösse bereits erschöpft ist. Da nun nach unserer Annahme nicht blos Spannung, sondern active Verkürzung zur dauernden Erhaltung der Fleischprismen nöthig ist, so erklärt sich, dass die Faser allmählig von den Enden her oder bei mehreren Nervenzutrittsstellen zu derselben Faser, ausser von den Enden her noch von den Mitten der Zwischenräume zwischen je zwei Nerveneintrittsstellen aus atrophiren muss, während die Dicke der Faser unverändert bleibt.

Es wird durch diese Ableitung der Localisation der Atrophie zugleich noch deutlicher bezüglich der Hypertrophie, dass an Stellen, wo bei einer Verminderung der Functionsgrösse Atrophie erfolgen müsste, ohne eine Vermehrung der Functionsgrösse auch keine Hypertrophie, keine Anlagerung stattfinden kann.

Die successive also ungleiche Verbreitung der Erregung in der Faser ist indessen nicht der einzige Factor, welcher innerhalb jeder Dimension bestimmt, welche Theile bei geringerer Funktion dieser Dimension zu Grunde gehen müssen; sondern jede andere Ungleichheit der Theile, welche die Lebensfähigkeit derselben betrifft, kann ebenso auslesend wirken. Nie giebt es zwei absolut gleiche Ge-

bilde. Sind also Fleischprismen vorhanden, welche eine Schwächung der Erregung und der Thätigkeit weniger vertragen können als andere, und das werden die am meisten an die Function angepassten, also wohl functionstüchtigsten sein, so müssen diese zuerst leiden und beim Anhalten der Verringerung der Function zuerst schwinden; womit dann unter gleichzeitiger Verschlechterung der Qualität eine Anpassung an die Verringerung der Functionsgrösse hergestellt ist.

Befinden sich andererseits die Theile der Faser in ungleichen äusseren Umständen, wird z. B. die Faser am einen Ende mehr gedrückt als am anderen, so werden bei gleicher Verringerung der Function an beiden Enden die Theile am mehr gedrückten Ende zuerst schwinden und die Atrophie von diesem Ende ausgehen; und in dem Maasse des rascheren Fortschreitens der Atrophie auf dieser Seite wird die Veranlassung zur Atrophie des andern Endes vermindert, resp. aufgehoben werden, so dass entgegen der ursprünglich durch die Verbreitung der Erregung gegebenen Disposition zur gleichmässigen Verkürzung beider Enden in Folge des Hinzutretens des neuen Factors eine Ungleichheit resultirt.

Die Ausbreitung des Impulses oder der Erregung in der Faser haben wir bis jetzt blos als ein auslesendes Moment kennen gelernt, als ein Moment, das unter vielen gleichartigen Theilen der Länge oder des Querschnittes diejenigen bestimmt, welche bei der Aenderung in der Beanspruchung einer Dimension zu Grunde gehen müssen. Das die Dimension der Atrophie bestimmende Moment blieb dabei immer die Functionsgelegenheit selber. Es erscheint nun aber nicht unmöglich, jedenfalls einiger Prüfung werth zu sein, dass auch die Erregung schon innerhalb der einzelnen Faser dimensional localisirt werden kann, dass sie z. B. bei der Ausführung einer beabsichtigten raschen Bewegung von grosser Excursion sich mehr in die Länge ausbreitet, unter vielleicht unvollständiger Betheiligung des Querschnittes, und dass umgekehrt bei der Hebung grosser Lasten die Fortpflanzung der Erregung mehr in der Breite stattfindet. Es scheint für zweckentsprechende Function wünschenswerth, dass die Erregung sich je nach den zu vollziehenden Leistungen auf die angedeutete Weise anders vertheile, und das Zweckmässigste muss es sein, wenn diese Vertheilung oder Fortpflanzung der Erregung in dem Aggregat von vielen Millionen Fleischprismen einer Muskelfaser sich durch die Function selber während der Vollziehung derselben regulire, so dass das Nervensystem blos die Intensität und Dauer der Innervation bestimmt.

Mit dieser Localisation der Erregung wäre dann ein weiteres Moment gewonnen, mit dessen Hülfe die Vollziehung der Function auf die dimensionale Ausbildung der nöthigen Form wirken könnte, neben dem zuerst erwähnten, dass die Vollziehung der Function selber zur Ausbildung und Erhaltung der Fleischprismen nöthig ist. Durch das neue Moment würde auch schon die erste Anregung, nicht blos die Vollendung der Fleischprismenbildung dimensional localisirt werden können.

Noch wesentlicher kann vielleicht die Vertheilung des Impulses dadurch gestaltend wirken, dass bei Arbeit mit minimalen Impulsen, wie sie bei Ausübung gewohnter Functionen im Organismus wahrscheinlich die Regel ist, der Impuls sich bei der Auslösung der Muskelaction auf dem Wege durch die Länge der Faser vollkommen verzehrt. Dies ist vielleicht der Fall, wenn schon E. Du Bois-Reymond [1]) keine Abnahme der Erregungswelle beim Ablauf durch die Muskelfaser hat finden können.

Ist schliesslich die Functionsverringerung mit einer plötzlichen Verringerung der mittleren Dehnungsstellung des Muskels verbunden, so wird er in toto entspannt, und es kommt für die Art des darauf folgenden Verkürzungsvorgangs darauf an, wie Muskel und Sehne auf die Entspannung reagiren. Sehen wir in dieser Arbeit von dem Verhalten der Sehne ab, so bleibt für den Muskel die Möglichkeit, sich entweder dauernd soweit zu contrahiren, bis er wieder gespannt ist oder schlaff zu bleiben. Im ersten Falle würde er durch Ueberanstrengung alterirt werden, und diejenigen Fleischprismen, welche ihrer zufälligen Natur nach am meisten dabei leiden, würden zuerst schwinden. Dieser Schwund würde so lange fortdauern, bis blos noch so viele Fleischprismen die Länge bilden, als den Zwischenraum zwischen beiden Sehnenenden unter der normalen Spannung auszufüllen vermögen. Die weitere noch nöthige Verkürzung der Faser unter Verlängerung der Sehne kann dann wie oben geschildert statt finden. Bliebe dagegen der Muskel schlaff, so würden alle Theile der Function beraubt, und wiederum würde so lange ein Schwund in Länge und Dicke stattfinden, bis durch zu Grunde Gehen derjenigen Fleischprismen, welche dies am wenigsten vertragen können, also wohl der besten functionskräftigsten, die Faser die nöthige Kürze erlangt hat, um wieder gespannt zu sein. In beiden Fällen findet eine Auslese

---

[1]) E. du Bois-Reymond. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1876. p. 351.

statt, welche nicht blos zur nöthigen Verkürzung, sondern auch zur Züchtung einer der verminderten Functionsweise entsprechenden geringeren Qualität führt.

Die Untersuchung der Oberschenkelmuskeln eines Amputationsstumpfes, sowie eines Falles von alter Ankylose des Kniegelenkes in rechtwinkeliger Stellung des Unterschenkels zum Oberschenkel haben mir gezeigt, dass, anscheinend entgegen unserer Annahme, Muskeln, welche gar nicht mehr fungiren, sich trotzdem Jahre lang erhalten können. Die Mm. cruralis, vastus internus und externus und das Caput breve bicipitis fem. waren noch deutlich in ihrer ganzen Gestalt, im Faserverlauf der Muskeln und in der Abgrenzung gegen die Sehnen erkennbare Gebilde, deren Muskelfaserlänge daher ganz genau messbar war. Dies möchte in der That unserer obigen Annahme widersprechen, dass die functionelle Erregung sowohl wie die Vollziehung der Function zur Erhaltung nöthig sei; indess mit Unrecht. Denn unsere Hypothese lautet, dass sie zur Erhaltung der Fleischprismen nöthig seien. Untersucht man indess diese Muskeln, so findet man die Fasern stark verschmälert und durch reichliches interstitielles Bindegewebe getrennt. Die Sarkolemmaschläuche aber sind nicht mit Fleischprismen, sondern mit ganz ungeordneten oder zu Längsreihen geordneten körnigen Zerfallsproducten gefüllt. Von Querstreifungen aber sind nur an seltenen Stellen halb verwischte Reste erhalten geblieben, und es ist nicht unmöglich, dass diese geringen Theile contractiler Substanz, wenn durch äussere Einwirkungen Verschiebungen, geringe Dehnungen stattgefunden hatten, in die Möglichkeit, neuerdings sich zu verkürzen, versetzt worden waren, und dass solche activen Verkürzungen durch irradiirende Impulse wirklich veranlasst worden sind. Der Grund aber, dass der Detritus, welcher die Sarkolemmaschläuche anfüllt, nicht geschwunden ist, sondern Jahre lang sich zu erhalten fähig war, liegt sowohl darin, dass ihm durch keine Nachbarschaft der Raum streitig gemacht wurde. In dem Oberschenkel, dessen Muskeln von der breiten Ursprungsbasis, welche das Becken abgiebt, unter Convergenz gegen das Knie verlaufen, ist durch die entfernte Lagerung der Ursprungspuncte und die Fixation an der Spitze des Knochenstumpfes ein Cubikraum der Pyramide gebildet, welcher bei älteren Individuen durch Schrumpfen der Haut nicht viel unter die geraden Verbindungslinien von der Basis nach der Spitze verkleinert werden kann. So ist den eingelenkigen Muskeln des Kniegelenkes schon in der Anlage ein Minimalraum gegen das

Andringen der übrigen Muskeln zwischen ihnen gesichert, und in diesem kann eine dem Dienste des Ganzen entzogene Substanz, welche die Stoffwechselkraft zu einer vita minima besitzt, ungestört ihr parasitäres Dasein führen. Dass die Substanz überhaupt noch sich in sich selber zu erhalten vermag, hängt wohl von der Verbindung mit dem Centralnervensystem ab, durch welche noch Reize zugeführt werden, seien es die gegenwärtig wieder in Aufnahme kommenden besonderen trophischen Reize oder blos irradiirte Bewegungsimpulse. Man könnte vermuthen, dass die übrig bleibende Substanz sich überhaupt nicht activ unter Assimilation und Dissimilation erhielte, sondern einfach liegen gebliebene todte Substanz ohne Stoffwechsel sei. Gegen dieses einfache Liegenbleiben todter Muskelsubstanz zwischen den lebenden übrigen Geweben spricht der rasche Schwund des nach Nervendurchschneidung entstehenden Muskeldetritus, ein Schwund, welcher nach den Angaben der Untersucher innerhalb weniger Monate an Stelle des Muskels nur noch einen bindegewebigen Strang übrig lässt. Die Substanz, welche sich in unseren Fällen erhalten hat, ist aber offenbar keine Muskelsubstanz, sondern es sind Insubstantiirungen anderer Assimilations- und Dissimilationsprozesse.

Es wird meiner Meinung nach ein wichtiger Weg für das Fortschreiten unserer Erkenntniss sein, dem Wesen solcher, nach Aufhebung der Function der Organe, selbstständig erhaltungsfähig gewordener oder gebliebener Partialprocesse des normalen Lebens nachzuspüren. Denn offenbar müssen sie, verändert oder unverändert, schon als Theile, als Glieder der reichen Processfolge, welche den normalen Lebensprocess des Muskels darstellt, vorhanden gewesen sein. Von dieser complicirten Processfolge können offenbar blos diejenigen der Assimilation fähigen Processe übrig bleiben, welche auch ohne die specifische Funktion und ohne die übrigen Glieder des Muskelprozesses sich fortzusetzen vermögen, und dazu scheinen sie auch blos dann fähig zu sein, wenn keine kräftige Concurrenz um Nahrung und Raum zu bestehen ist. Sind sie dieser wie unter den fast hypertrophischen langen Rückenmuskeln unseres Kyphotischen unterworfen, so unterliegen sie und schwinden, wie wir sahen, vollkommen. Hier sind sie nur der geringen Concurrenz mit dem Bindegewebe unterworfen, welcher sie mit den Jahren bekanntlich auch mehr und mehr zum Opfer fallen. Für die weissen Blutzellen, welche sonst so geneigt sind, allenthalben Absterbendes oder nicht durch Function Erhaltenes und Gekräftigtes aufzuzehren, scheinen sie entweder zu chemisch

reizlos oder noch zu lebenskräftig oder von beidem etwas zu sein, so dass auch diese sie unversehrt gelassen haben und nicht wie in durch Druck anaemisch gemachte Muskeln in sie eingedrungen sind und sie aufgezehrt haben. So konnten sie viele Jahre lang ihre Auto- oder Allobiose, wie man diese Vorgänge bezeichnen könnte, vollziehen.

Waren es vermuthlich irradiirte Impulse, welche die der Function beraubten und der Concurrenz fast ganz entzogenen Muskeln lange Zeit zu erhalten vermochten, so ist damit die Bedeutung dieser Impulse für uns noch nicht erschöpft. Es sind vermuthlich auch blos irradiirte Bewegungsimpulse, welche viele der Muskelvarietäten in Thätigkeit versetzen und so die Ausbildung und Erhaltung einer gleichartigen, der Bewegungsgrösse entsprechenden Länge der Muskelfasern auf die oben geschilderte Weise veranlassen. Denn blos diejenigen Muskeln, welche einer intendirten Bewegung förderlich sind, werden wir, gleich den normalen Muskeln, durch Probiren und Auslese dazu verwenden zu lernen uns aneignen, während diejenigen Varietäten, welche nicht solchen Zwecken zu dienen vermögen, wie z. B. der M. sternalis, wohl nicht willkürlich gebraucht werden. An genügend oft erfolgenden irradiirten Impulsen fehlt es nun wohl nie, da bei jeder kräftigen Bewegung sowohl, wie auch bei jedem Versuche einer neuen Bewegungsweise Innervationen nicht blos benachbarter, sondern auch ganz entfernter Muskelgruppen stattfinden. Die Folgen, welche für die Gestalt des variirten Muskels aus dem Umstande hervorgehen werden, dass sie blos von irradiirten also im allgemeinen schwächeren Impulsen erregt werden, werden gleichfalls in der angekündigten Arbeit über die absolute Grösse der Verkürzungsofficienten hervortreten und daselbst erörtert werden.

Nachdem wir die Bedingungen erörtert haben, unter denen die Regulation der Länge und Dicke der einzelnen Muskelfasern stattfindet, sind noch einige Worte über das Verhalten ganzer Muskelfasergruppen, ganzer Muskeln zu sagen. Im Allgemeinen wird das, was für die Theile gilt, auch für die daraus zusammengesetzten Ganzen bestimmend sein.

Wird ein blos in der Dicke aus mehreren Fasern zusammengesetzter, in der Länge aber nur von je Einer Faser gebildeter Muskel stärker beansprucht, so kann er bis zu gewissem Maasse durch Verdickung seiner Fasern den höheren Ansprüchen genügen. Dieses Maass ist ein sehr beträchtliches, denn da die mittlere Faserdicke noch bedeutend unter der Hälfte der vorkommen-

den maximalen Faserdicke liegt, so könnte ein Muskel allein durch Erhebung seiner Fasern auf dieses Maximum der Faserdicke um das Vierfache verdickt werden. Indess steht einer Vermehrung der Fasern auch kein Bedenken im Wege, denn die Vermehrung der Fasern muss als ein Vorgang von ebenso bestimmtem typischem Mechanismus aufgefasst werden, wie die Bildung neuer Fleischprismen. Beide Mechanismen müssen fortwährend schon zum Zwecke der Regeneration durch Selbstregulation ausgelöst werden, und wenn wir auch die Reize, welche diese Regulation vermitteln, nicht kennen, so ist es erstens wahrscheinlich, dass es die functionellen Reize selber sind, weil auf diese Weise die Selbstregulation am einfachsten und vollkommensten hergestellt würde. Ausserdem aber können wir auch ebenso gut, wie wir annahmen, dass ein functioneller Reiz gewisser Stärke die Fleischprismenbildung auszulösen vermöge, noch die weitere Annahme machen, dass ein noch stärkerer functioneller Reiz auch den Vermehrungsvorgang der Fasern selber anregen könne. Ebenso gut wie bei der physiologischen Regeneration jede neue Muskelfaser mit einem motorischen Nervenende Verbindung erlangen muss, würde das Gleiche auch bei der Activitätshyperplasie geschehen können; es handelt sich ja hier nicht um neue besondere Vorgänge, sondern blos um die zeitliche örtliche Auslösung der physiologischen Mechanismen. Zwar wäre es wünschenswerth, auch diese letzteren selber erklären zu können, doch sind diese Aufgaben mit den Mitteln unserer Zeit noch nicht erfolgreich angreifbar; vor der Hand müssen wir uns begnügen, und zufrieden sein, wenn wir nur die auslösenden Momente richtig erkannt haben.

Wird ein zusammengesetzter Muskel dauernd schwächer beansprucht, so hängt der in ihm eintretende Anpassungsvorgang von der Vertheilung des Impulses innerhalb des Fasercomplexes, d. h. davon ab, ob alle Fasern gleichmässig schwächer beansprucht werden oder ob ein Theil des Muskels in normaler Stärke, der übrige aber gar nicht gebraucht wird. Letzterer Vorgang ist durch J. Gad's[1]) jüngste Untersuchungen in das Bereich des Wahrscheinlichen gerückt worden. Im ersteren Falle werden alle Fasern dünner werden, aber diejenigen am meisten, welche eine Herabsetzung der Function am wenigsten vertragen können, also wohl die functionstüchtigsten. Im anderen Falle atrophiren oder schwin-

---

[1]) J. Gad. Einige Beziehungen zwischen Muskel, Nerv und Centrum. Arch. für Physiologie 1880. p. 563.

den blos die nicht gebrauchten Fasern, sofern die Bevorzugung der gebrauchten Fasern eine constante, keine wechselnde ist.

Der zweite noch zu erörternde Fall ist der, dass der Muskel auch der Länge nach aus mehreren Fasern zusammengesetzt ist. Dies ist indess wohl nur bei wenigen Muskeln wahrscheinlich, denn wenn eine einzige Faser nach Froriep [1]) bis 16 ctm lang sein kann, so ist es nicht wahrscheinlich, dass die kleinen Muskeln aus mehreren Fasern zusammengesetzt sind. Für die in der Länge einfaserigen Muskeln ist die Art der Längenregulation bereits durch das bei der Schilderung der Vorgänge in der einzelnen Faser erschöpft worden. Für mehrfaserige Muskeln dagegen hängt der specielle Vorgang wiederum von der Art der Vertheilung des Impulses ab.

Schliesslich sei noch ein Einwand, der unserer Deduction mit einigem Anschein des Rechtes gemacht werden könnte, erwähnt und widerlegt. Die Beschränkung der Muskelanpassung auf die allein in ihrem Gebrauche alterirten Dimensionen ist von mir direct nur für die ganzen Muskelindividuen, nicht aber für die einzelnen Muskelfasern erwiesen worden; trotzdem haben wir sie ohne Weiteres von dem Ganzen auf die dasselbe constituirenden Elementartheile übertragen. Dies bedarf besonderer Begründung, denn eine ausschliessliche Verdickung eines der Länge nach aus mehreren Fasern zusammengesetzten Muskels ohne jede Verlängerung kann ebensowohl, wie durch eine Verdickung seiner Fasern, auch unter gleichzeitigem Längenwachsthum derselben stattfinden, sofern nur im letzteren Falle ein der Verlängerung der Fasern vollkommen entsprechendes Uebereinanderschieben derselben sich vollzieht. Durch diesen letzteren Modus der Regulation würden aber die in der Länge mehrfaserigen Muskeln principiell von den in der Länge einfaserigen Muskeln, für welche unsere bisherigen Auseinandersetzungen gelten, getrennt und damit zugleich ein Unterschied der fundamentalsten Eigenschaften, sonst genetisch, morphologisch und functionell gleichartiger Elementartheile statuirt; denn dieser Unterschied würde keineswegs in der Verschiedenheit der äussern Verhältnisse der Fasern bei den mehrfaserigen Muskeln seine Begründung finden können. So müssten in der Länge ein- und mehrfaserige Muskeln aus Elementar-Gebilden ganz verschiedener Eigenschaften zusammengesetzt sein, und diese

---

[1]) Froriep. Ueber das Sarkolemma und die Muskelkerne. Archiv f. Anat. u. Physiol., anat. Theil, 1878, p. 422.

Gegensätze müssten oft sogar innerhalb eines und desselben Muskels aufeinandertreffen, wenn wie z. B. beim M. brachialis internus die Faserbündel an Länge so verschieden sind, dass sie an der einen Stelle blos aus einer, an der anderen aus mehreren hinter einander liegenden Fasern gebildet werden. —

Bei den vorstehenden Ableitungen ist mehrfach ein Princip zweckmässig gestaltend und qualitativ anpassend zur Geltung gekommen, welches der Mehrzahl der Leser dieser Arbeit noch neu sein dürfte: das Princip der Theilauslese im Organismus. Ich will deshalb den Umfang der Wirkung desselben noch mit einigen Worten scizziren, wobei freilich bezüglich des Genaueren auf meine früheren ausführlichen Darstellungen verwiesen werden muss. Nur Ein Punkt, welcher mehr von allgemein physiologischem und pathologischem als von morphologischem Interesse ist, soll eine etwas eingehendere Erörterung erfahren, als ihm bisher zu Theil geworden ist.

Auslese von Theilen des Organismus zur Erhaltung unter zu Grunde gehen anderer Theile desselben Individuums kann stattfinden entweder bei Variationen der Theile des Organismus selber oder bei Variationen der Lebensumstände des Individuums, oder in Combinationen beider Momente.

Bei neuen Variationen der Zelltheile und der ganzen Zellen war die Theilauslese von besonders grosser Bedeutung während der Stammesentwickelung der Organismen, denn bei der Beschränkung von Nahrung und Raum im Organismus mussten Processqualitäten siegen, welche bei der Function am wenigsten Substanz verbrauchen, dabei die Umsetzungsproducte am leichtesten ausscheiden, das Verbrauchte am raschesten ersetzen, und wo diese letztere Fähigkeit sich mit der Grösse des Verbrauches also auch des Bedarfes von selber steigert. Ferner mussten siegen Substanzen, welche am widerstandsfähigsten gegen den Druck der Nachbartheile sind, und welche durch die Function in ihrer Assimilationsfähigkeit erhöht werden. Der Sieg aller dieser Eigenschaften, sofern sie einmal in Spuren aufgetreten waren, über andere abweichend beschaffene Processqualitäten ist leicht vorstellbar und bereits wiederholt von mir dargelegt worden. Alle diese in dem Kampfe der Theile siegreichen Eigenschaften sind aber zugleich auch in dem Kampfe der ganzen Individuen von gleichem Vortheil; und ein Zuviel derselben, etwa zu grosse Assimilations- und Druckwiderstandskraft musste sich selber aus der Reihe der Lebenden eliminiren, da es, wie heutzutage noch die bösartigen Tu-

moren, seine Träger vernichtete und damit der Vererbung dieser Eigenschaften auf Nachkommen vorbeugte, sofern diese Qualitäten schon vor der Geschlechtsreife ihre nachtheiligen Eigenschaften zu entfalten vermochten.

In der Periode der Constanz der Art, in welcher die qualitativen Variationen der Gewebebestandtheile normaler Weise, d. h. innerhalb der Grenzen, welche nicht zur Selbstelimination der Individuen führen können und also nicht in das Gebiet der Pathologie gehören, nur noch gering sind, wird die Theilauslese zu bedeutenderer, wiederum direct das Zweckmässige schaffender Wirksamkeit erst gelangen können, wenn die Lebensumstände sich ändern. In diesem Falle wird zwar nur selten ein directer Kampf der Theile gegen einander unter Aushungern durch Nahrungsvorwegnahme oder unter Erdrücken der schwächeren Processinsubstantiationen durch die Stärkeren vorkommen, obgleich es wohl denkbar ist, dass bei verstärkter Thätigkeit eines Organes die functionsfähigsten Substanzen so hochgradig tropisch angeregt werden könnten, dass sie durch raschere Assimilation den anderen, weniger functionskräftigen Theilen die Nahrung und durch das raschere Wachsthum zugleich den Raum vorweg zu nehmen vermöchten oder dieselben wohl gar direct erdrücken.

Häufiger als so überkräftige Stärkungen werden durch Alterationen der äusseren Lebensumstände directe Benachtheiligungen von Theilen des Organismus eintreten, welche zur Elimination der benachtheiligten Qualitäten führen, so dass schliesslich die erhaltungsfähigen Theile allein übrig bleiben.

Hierbei sind nun zweierlei Möglichkeiten zu unterscheiden. Entweder die Benachtheiligung ist speciell localisirt oder sie erstreckt sich auf alle gleichartigen Theile eines Organes in gleicher Weise. Ist die Benachtheiligung auf Theile eines Organes beschränkt, wie wir das z. B. bei geringerem Gebrauche der Länge der Muskeln zufolge des Umstandes, dass der Impuls sich von der Nerveneintrittsstelle aus verbreiten muss, stattfinden sahen, so fallen einfach diese Theile aus.

Solche Localisation der Auslese findet bei Gebrauchsbeschränkung in allen Organen statt, in denen entweder verschieden gelagerte Theile auch verschiedene Function haben, wie die Theile des Centralnervensystemes, der Knochen, Bänder und derjenigen Muskeln, welche verschieden verlaufende resp. inserirende Fasern haben, oder wo je nach der Intensität oder Ausdehnung der Function mehr oder weniger Theile des Organes in Anspruch genommen werden, wie nach G a d innerhalb des ganzen Muskels oder wie

eben erwähnt in den Muskelfasern. Dadurch wird dann die jeder neuen Gebrauchsweise entsprechende Aenderung der Gestalt und Structur direct hervorgebracht.

Von allgemeinerer, besonders auch von pathologischer Bedeutung ist schliesslich der Fall, wo die Alteration der äusseren Umstände des Organismus oder der Organe ihrer Natur nach geeignet ist, alle gleichfungirenden Organtheile in gleicher Weise zu alteriren, wo aber durch eine vorhandene Verschiedenheit dieser scheinbar gleichartigen Theile eine Verschiedenheit ihrer Reaction entsteht. Hierbei ist zunächst wiederum zu berücksichtigen, dass die Ungleichheit von aussen bedingt sein kann, wobei sie dann entsprechend localisirt ist. So kann die Verschiedenheit der Reaction der Theile eines Organes auf gleiche Einwirkung, z. B. auf Nahrungmangel oder auf Zufuhr nachtheiliger Stoffe, bedingt sein durch die ungleiche Entfernung der Theile von den ernährenden Capillaren, durch bestimmt localisirten Druck von Nachbarorganen; und solche Momente können von grösserem oder geringerem Einflusse auf das Verhalten der Theile unter Einwirkung des neuen Momentes werden.

Oder schliesslich die scheinbar vollkommen gleichartigen Theile sind doch in ihrer Zusammensetzung da und dort etwas verschieden von einander. An dem Vorhandensein von Verschiedenheiten unter den Theilen des Protoplasma Einer Zelle oder unter den Zellen desselben Gewebes ist nicht wohl zu zweifeln, denn das Vorkommen absolut gleicher Beschaffenheit mehrerer Gebilde ist principiell nicht annehmbar. Aber es handelt sich für uns darum, ob die Ungleichheit so stark ist, dass sie von Ausschlag gebender Wirkung in dem Verhalten der Theile gegen die äussere Einwirkung ist, denn davon hängt die Möglichkeit einer Auslese und vermittelst dieser die Möglichkeit einer Anpassung an die Einwirkung ab. Der Vorgang solcher Auslese und Anpassung wird auf folgende Weise sich vollziehen. Werde z. B. ein Muskel, dessen Fleischprismen ungleich zusammengesetzt sind, anhaltender als gewohnter Weise gebraucht, so müssen diejenigen Fleischprismen, welche die Function mit grösserem Stoffverbrauch vollziehen, oder welche die Umsetzungsproducte weniger rasch ausscheiden und den Verlust weniger rasch zu ersetzen vermögen, eher durch Ueberanstrengung zu Grunde gehen, als günstiger in diesen Beziehungen beschaffene. Die gleiche Auslese wird dann unter den zur Regeneration neugebildeten Fleischprismen stattfinden, so dass immer mehr und mehr nur einer anhaltenden Thätigkeit fähige Fleisch-

prismen in der Faser vorhanden sein werden. Giebt es weiterhin in anderen Geweben Zellen, in welchen der Ersatz der zu Grunde gegangenen functionellen Structurtheile von den übrig gebliebenen fungirenden Theilen selber ausgeht, so werden diese ihre günstige Eigenschaft direct auf die Nachkommen übertragen, und es findet so eine wirkliche innere Umzüchtung innerhalb der Zellen statt. Dasselbe wird bei genügender Ungleichheit auch unter den Zellen desselben Gewebes vor sich gehen können. Ist fernerhin die Vollziehung der anhaltenden Function ein Bedürfniss für die Selbsterhaltung der Fleischprismen geworden, so werden beim Aufhören derartiger Function diese Fleischprismen ihrerseits zu Grunde gehen, und weniger der Function bedürfende, also wohl auch schlechter fungirende Fleischprismen werden allmählig ihre Stelle einnehmen, und es wird damit wie vorher eine Anpassung an anhaltende oder intensive Function unter Erhöhung der Muskelqualität, jetzt eine Anpassung an die geringere Function durch Ausbildung functionell geringerer Qualität vor sich gehen können.

Eben solche inneren Umzüchtungen werden bei jeder Aenderung der Lebensumstände stattfinden können, sei es bei chronischer Inanition, bei chronischer Intoxication und dergl. Immer werden diejenigen Theile, welche die Aenderung der äusseren Bedingungen nicht zu ertragen vermögen, eliminirt werden, und die widerstandfähigen werden übrig bleiben und allmälig die anderen ersetzen, sofern nur genügende Verschiedenheit der scheinbar gleichartigen, in gleicher Weise fungirenden Theile vorhanden ist.

Für das thatsächliche Vorhandensein dieser letzteren Bedingung sprechen nun mehrere Umstände. Zuerst die Möglichkeit der Gewöhnung an nicht überstarke schädliche Einwirkungen selber. Ausserdem aber sind wir sehr häufig in der Lage, das ungleiche Verhalten der scheinbar gleichartigen Theile gegen gemeinsame Einwirkungen direct zu beobachten.

Bei Muskelatrophie, beruhe dieselbe auf Inactivitätsatrophie oder auf Inanition, findet man nie alle Fasern gleich stark betroffen. Es finden sich selbst in hochgradig atrophischen Muskeln, in denen ein grosser Theil der Fasern vollkommen geschwunden ist, noch Fasern von fast normalem Querschnitt unter einer überwiegenden Zahl hochgradig verschmälerter Fasern. Auch ist innerhalb jeder Faser selber die Veränderung niemals eine derartige, dass die Verkleinerung der ganzen Faser blos die Resultante der gleichen Veränderung aller Fleischprismen wäre; vielmehr sind die vorhandenen Fleischprismen von normaler Grösse und der

Schwund der Faserdicke ist durch gänzlichen Ausfall an Fleischprismen bedingt. Welche Fleischprismen sind bei Inanition zuerst eliminirt worden, welche zurückgeblieben? Warum sind nicht alle gleichmässig verändert? Im Falle die Veränderung noch im Fortschreiten begriffen ist, oder wenn unter den oben erwähnten günstigen äusseren Umständen ein Zustand der Allo- und Autobiose in den Muskelfasern eingetreten ist, kann innerhalb jeder Faser die Ungleichmässigkeit der Affection unter dem Microscope direct wahrgenommen werden. Neben Stellen mit normal geordneten parallel-epipedischen Fleischprismen sehen wir Züge noch in Quer- oder Längsreihen geordneter, glänzender rundlicher Körnchen in den mittleren Abständen der Fleischprismen, und weiterhin finden sich in denselben Fasern Stellen, wo jede Ordnung aufgehoben ist, und glänzende grössere und matte kleinere Körnchen regellos durcheinander liegen. An Ungleichmässigkeit der Veränderungen fehlt es also hier und ebenso bei vielen anderen pathologischen Einwirkungen nicht. Aber es bleibt zunächst fraglich, ob diese Ungleichheit der Affection wirklich von der von uns supponirten Ungleichheit der Zell- und der Gewebstheile herrührt, und ob sie daher die Folge einer Auslese ist, welche zur qualitativen Anpassung durch Ueberleben der Passendsten führt, oder ob sie nicht anderen Falles blos als Folge äusserer Nebenmomente, wie ungleiche Lage zu den Capillaren, zu den Nachbarorganen, ungleiches physiologisches Alter der Theile aufgefasst werden muss, wobei ihr dann entweder gar keine züchtende und Anpassung bewirkende, oder wie im Falle ungleichen physiologischen Alters, nur eine sehr geringe solche Bedeutung zukäme. Am meisten spricht, wie schon erwähnt, zur Zeit für die Richtigkeit unserer Annahme die Thatsache der Anpassung an chronisch einwirkende Schädlichkeiten selber, eine Thatsache, welche auf diese Weise ihre vollkommene Erklärung finden würde. Eingehende Untersuchungen über die genauere Localisation der ungleichen Affection werden unserer Annahme nach eine directe Unterlage geben können. Am geeignetsten scheinen mir dazu die Vorgänge zu sein, welche nach Grawitz' treffender Hypothese bei Infection des Organismus mit Mikroorganismen stattfinden, und unter zu Grunde gehen aller unter diesen Umständen nicht lebensfähigen Theile zu einer Umzüchtung des Organismus führen, als deren Folge dann eine mehr oder weniger lange andauernde Immunität gegen diese und nächst verwandte Mikroorganismen resultirt.

Es kann vielleicht auch als ein Zeugniss für die Richtigkeit

der dargelegten Anschauungen aufgefasst werden, dass gleichzeitig unabhängig von einander zwei Untersucher auf scheinbar sehr auseinander liegenden Gebieten denselben Causalnexus zwischen den von jedem derselben untersuchten Erscheinungen aufgefunden haben. Es ist im Wesen kein Unterschied zwischen Grawitz' Theorie der Schutzimpfung, welche auf einem Kampfe eingedrungener niederer Organismen gegen die Theile des höheren Organismus beruht, und der von mir entwickelten Theorie von der Theilauslese im Organismus, als dass erstere nur einen Specialfall der letzteren darstellt. Durch denselben Vorgang, welcher durch das Ueberstehen einer Infection zur Immunität gegen eine Reïnfection führt, kann das Individuum durch längeren Hunger zu einer Sparmaschine umgezüchtet oder an chronische Blei-, Arsenik-, Morphium-, Alkoholvergiftung innerhalb gewisser Grenzen angepasst werden.

Es erschien mir werth, die Aufmerksamkeit der Physiologen und Pathologen auf die allgemeine Bedeutung dieser Betrachtungsweise zu lenken, denn sie verheisst uns, wie ich glaube, mannichfache neue Erkenntniss.

Résumé.

Die functionelle Anpassung ist die Anpassung der Organismen an Functionen durch Ausübung derselben. Dieses eigenartige Vermögen der Organe, durch die Function sich an die Function anzupassen, ist die Grundlage unserer Fähigkeit, neue Functionsweisen zu erlernen und durch Uebung Leichtigkeit und Sicherheit in der Ausführung derselben zu erwerben. Die Veränderungen der Grösse, Gestalt und Structur, welche durch dieses anscheinend teleologische Princip stattfinden, bilden das Gebiet der Morphologie der functionellen Anpassung.

In dem vorliegenden zweiten Beitrage zur Kenntniss dieses Gebietes strebten wir danach, zu erkunden, ob die Muskeln bei dauernder Aenderung des Gebrauches ihrer Länge entsprechende morphologische Veränderung derselben erfahren; und es ergab sich in der That, dass ebenso wie bekannter Weise die Dicke der Muskeln auch die Länge derselben sich nach dem Maasse ihrer functionellen Beanspruchung morphologisch regulirt. Die Beweise für diese Selbstregulation der Muskellänge waren mehrfacher Art.

Eine Vermuthung derselben wurde schon daraus abgeleitet, dass wir die Muskelfaserbündel beliebig auf den Verbindungslinien der Ursprungs- und Insertionspunkte verworfen fanden, ohne dass die Länge der Bündel dadurch irgend wie alterirt war, woraus zu schliessen ist, dass die Muskellänge wenigstens nicht durch eine vererbte, topisch bestimmte Wachsthumsgrösse normirt sein kann (pag. 363). Bei diesen Beobachtungen trat zugleich ein Gesetz der Congruenz resp. stetigen Aenderung der beiden Abgrenzungsflächen jedes Muskels hervor, durch welches das Weber'sche Gesetz von der Constanz der functionellen Muskellänge, welches auf dem Wege directer Bestimmung der functionellen Länge nicht sehr genau feststellbar ist, wesentlich verschärft wurde (pag. 364).

Den ersten Beweis der Selbstregulation lieferte die Betrachtung der Muskelvarietäten. Es zeigte sich, dass selbst bei diesen regellosen Aberrationen von Muskelsubstanz auf ganz verschieden bewegliche Nachbargebilde die Muskellänge der Beweglichkeit der neuen Anheftungspunkte entsprechend regulirt ist, zufolge dessen sie auch die Länge des normalen Muskels bald übertrifft, bald hinter derselben zurückbleibt (pag. 366).

Weiterhin wurde das Verhalten der Muskellänge bei Alterationen der Excursionsgrösse der Gelenke beobachtet. Die Untersuchung von 51 Musc. pronatores quadrati erwies deutlich die Thatsache der Muskelverkürzung bei Beschränkung der Supination, der Art, dass im extremsten Falle, bei Verringerung der Supination und Pronation von 160° auf blos 12° der Muskel statt $\frac{2}{3}$ blos $\frac{1}{6}$ der Breite des Vorderarmes einnimmt (pag. 375). Durch eine hinzugefügte etwas weitläufige Untersuchung und Berechnung konnte aus diesen Beispielen zugleich noch in hohem Grade wahrscheinlich gemacht werden, dass die Muskelverkürzung nicht blos durch eine Art einfacher Schrumpfung ohne Veränderung der Sehne, sondern auch unter Verlängerung der letzteren vor sich gehen könne (pag. 380—391).

Diese Verlängerung der Sehne auf Kosten des verkürzten Muskels trat dann in einem Falle hochgradiger Kyphose an den langen Rückenmuskeln, welche sonst vollkommen normal und eher hypertrophisch als atrophisch waren, auf das Evidenteste hervor, da die neugebildete Sehne von der normalen schon durch ihr Aussehen deutlich unterschieden war und an Länge bis zwei Drittheile des Muskels substituirte (pag. 391).

Darauf suchten wir das morphologische Wesen der gefundenen Muskelverkürzung zu ergründen, was bei einem Gebilde,

dessen Länge bei dem Acte der Function sich um 85 % verkleinern kann, nicht ohne Weiteres aus dem Resultate einer äusserlichen Messung zu erkennen ist. Nachdem indessen ein rein morphologischer, von den physiologischen Verkürzungszuständen vollkommen unabhängiger Ausdruck der Muskellänge gefunden war, gelang es nachzuweisen, dass thatsächlich eine solche morphologisch ausdrückbare Verkleinerung der Muskeln, nicht blos ein Dauerndwerden functioneller Verkürzungszustände stattgefunden hatte (pag. 397).

Schliesslich wurde das Verhalten der Dicke der Muskeln bei der Regulation der Länge, sowie das Verhalten der Länge bei der Regulation der Dicke untersucht, und es trat deutlich aus drei Messungsreihen hervor, dass jede dieser beiden Arten der Selbstregulation unabhängig von der anderen, jede für sich allein stattfinden kann. Daraus liess sich ein Gesetz „der dimensionalen Beschränkung der Activitätshypertrophie und der Inactivitätsatrophie auf die allein in ihrer Functionsgrösse alterirten Dimensionen der Muskeln“ ableiten (pag. 400).

Nach Feststellung dieser Thatsachen der directen morphologischen Anpassung der Muskellänge und -Dicke an dauernde Aenderungen ihrer functionellen Beanspruchung versuchten wir eine Erklärung dieser Vorgänge. Indem wir uns zu diesem Zwecke auf dieselbe Hypothese der trophischen Wirkung der functionellen Reize resp. der Functionsvollziehung stützten, welche ich bereits in der Schrift „der Kampf der Theile im Organismus“ in ihrer allgemeinen Bedeutung entwickelt und jüngst zur Erklärung der „functionellen Structur“ der Delphinschwanzflosse verwendet habe, war es möglich, auch den Thatsachen der functionellen Anpassung der Muskeln eine causale Ableitung zu geben (pag. 404).

Mit dieser weiteren Leistung unserer Hypothese erhalten wir somit einen neuen Beweis für ihre Richtigkeit, also dafür, dass sie die das Wesen treffende, causale Verallgemeinerung der functionellen Anpassung ist.

Bei der Ableitung wurde mehrfach das Princip der „Theilauslese im Organismus“ verwandt (pag. 411 u. f.), weshalb dasselbe am Schlusse etwas weiter ausgeführt und in seiner Bedeutung für die Physiologie und Pathologie hervorgehoben wurde (pag. 436).

Breslau, Februar 1883.

Die Factoren,

welche

die Sexualität entscheiden.

Von

Dr. Karl Düsing.

I. Einleitung.

A. Wichtigkeit aller das Geschlecht betreffenden Erscheinungen.

1. Correlation der Organe.

Es ist eine mannigfaltige Reihe von Umbildungen, welche uns in der Entwickelungsreihe der Tiere entgegentritt. Bald sehen wir, wie sich bei dem einen Tier Muskeln und Klauen, die ihm zum Ergreifen der Beute dienen, gewaltig ausbilden, bald sehen wir, wie die vordern oder hintern Extremitäten oder der Hals eine ganz enorme Grösse erlangen, je nachdem dies dem Tier in irgend einer Hinsicht nützlich ist. Solche günstige Eigenschaften erscheinen aber fast niemals plötzlich, sondern werden langsam dadurch erworben, dass ein Körperteil sich nach und nach stärker ausbildet, oder ein anderer unnützer langsam reduziert wird.

Ein solches verstärktes Wachstum eines Körperteiles, das z. B. durch häufigeren Gebrauch herbeigeführt werden kann, geschieht aber stets auf Kosten aller übrigen Teile, deren Nahrungszufuhr wenigstens relativ beschränkt wird. Verbraucht aber ein Organ in Folge seiner Verkümmerung immer weniger Stoffe, so verbessern sich die Ernährungsverhältnisse aller übrigen Körperteile, insofern sich in ihnen der Stoffwechsel reger gestalten wird. — Ich rede natürlich nur von den Schwankungen in der allmähligen Entwickelung der Tiere und schliesse pathologische Erscheinungen vollständig aus. — Zwischen den einzelnen Teilen des Körpers

findet also so zu sagen ein Kampf um die Nahrung statt, in welchem bald der eine bald der andere einen grössern Vorteil erreicht. Bei diesem fortwährenden Auf- und Abschwanken in der relativen Ausbildung der einzelnen Organe bemerken wir oft, wie ein Körperteil von der ersten schwachen Differenzierung zu immer höherer Ausbildung und Wichtigkeit gelangt, während alle übrigen Organe zu seinen Gunsten sich schwächer entwickeln, ja sogar bis zur Verkümmerung und dem schliesslichen Verschwinden sich zurückbilden können.

Bei Gartenpflanzen ist es leicht diese Wechselbeziehung zwischen den verschiedenen Organen zu zeigen. Schneidet man ihnen die Blätter, so erhält man mehr Früchte, verhindert man aber die Fruchtbildung, so treiben sie mehr und grössere Blätter. Auf diese Weise lässt der Gärtner das eine Organsystem sich auf Kosten des andern entwickeln. Auch bei Haustieren geschieht Ähnliches. Wollen Landwirte bei Schweinen, Schafen etc. eine reichliche Fettablagerung erzielen, so entfernen sie die Genitalorgane durch Herausschneiden. Bei gleicher Nahrungsaufnahme können alsdann die übrigen Teile besser ernährt werden.

2. Exceptionelle Stellung des Genitalapparates.

Ein Körperteil nimmt aber in bezug auf die Entwickelung eine ganz besondere, eigentümliche und deshalb sehr wichtige Stellung ein, es ist der Geschlechtsapparat. Sobald dieser in dem Kampf um die Nahrung durch die ab- oder zunehmende Ausbildung eines andern Körperteils beeinflusst wird, erfahren die oben angeführten Sätze einige Modification.

Während nämlich die vollständige Verkümmerung eines Organs z. B. bei einem Entoparasiten für diesen eine relative Vervollkommnung sein kann, tritt dies niemals mit dem Genitalsystem ein, weil ja von seiner Leistungsfähigkeit die Stärke der Reproduction abhängt. Phylogenetisch werden die Fortpflanzungsorgane niemals rudimentär, wohl aber kann dies bei allen übrigen Organen des Körpers eintreten. Sogar der Darmkanal kann verschwinden, während das Genitalsystem eine weit grössere Constanz zeigt. Als Beispiel können die Bandwürmer dienen. Während bei solchen Parasiten fast alle übrigen Organe wenig angestrengt sind und sich infolge dessen zurückbilden, wird der Fortpflanzungsapparat, der ja stets, wenn auch nur periodisch, angestrengt ist, in desto günstigere Ernährungsverhältnisse gebracht und erreicht dann auch eine kolossale Leistungsfähigkeit

Wenn hingegen die stärkere Ausbildung eines Körperteils, z. B. eines Muskels, dessen Kräftigung von erheblichem Vorteil für die Erhaltung des Individuums wäre, nur geschehen kann unter gleichzeitiger starker Reduction des Genitalsystems, so wird sich eine solche, wenn auch sonst noch so günstige Eigenschaft nicht phylogenetisch ausbilden können, da ihr die Möglichkeit der Vererbung abgeschnitten ist. An vielen Bastarden sehen wir diesen Fall verwirklicht. Bei ihnen haben sich die zur Erhaltung des Individuums dienenden Organe auf Kosten der die Vermehrung besorgenden kräftiger ausgebildet. Daher können sich diese Tiere trotz ihrer allerdings nur für das Individuum günstigen Eigenschaft gar nicht fortpflanzen und ihre Existenz verdanken sie auch nur abnormen Zeugungsverhältnissen.

Aus dieser exceptionellen Stellung des Genitalapparates ergiebt sich die enorme Wichtigkeit desselben und aller das Geschlecht betreffenden Erscheinungen. Hunger und Durst sind nicht allein die treibenden Motive im Leben der organisirten Welt. Die Befriedigung der Geschlechtsbedürfnisse könnte man sogar für weit einflussreicher halten, da sie es vor allem ist, welche die Fortpflanzung und damit die Gestaltung der folgenden Generationen beeinflusst. Ich brauche nur an die Entstehung und Ausbildung der secundären Geschlechtscharactere zu erinnern, welche ja lediglich Folgen des Fortpflanzungstriebes sind.

B. Das Sexualverhältniss.

1. Bisherige Leistungen.

Von den mit dem Geschlechtsleben verknüpften äussern Erscheinungen ist namentlich die geschlechtliche Zuchtwahl schon oft Gegenstand der eingehendsten Untersuchungen gewesen. Die Erscheinungen der Befruchtung etc. stehen indessen noch unerklärt da, und es ist kaum ein Versuch gemacht worden den Schleier zu lüften, der eins der tiefsten Geheimnisse der Natur verhüllt.

Nur mit einer speciellen Erscheinung ist ein schwacher Anfang zur Erforschung gemacht worden, es ist die numerisch verschieden starke Ausbildung der Geschlechter, welche unter gewissen Verhältnissen auftritt. Den Anstoss zu den neuern Untersuchungen gaben Hofacker und Sadler, indem sie den Einfluss des relativen Alters nachwiesen. Ploss, Thury, Janke und viele andere stellten Theorien über diese Erscheinungen auf. Burdach, Leuckart, Mayrhofer, Hensen lie-

ferten Zusammenstellungen. Die umfassendste verdanken wir Darwin. In seinem Buch über die geschlechtliche Zuchtwahl führt er eine Menge Thatsachen an, ohne indessen den vielverschlungenen Knoten lösen zu können. Er schliesst mit den Worten: „Ich sehe jetzt ein, dass dies ganze Problem so verwickelt ist, dass es sicherer ist, seine Lösung der Zukunft zu überlassen.“

Fast ein jeder der vielen Forscher hat durch fleissige Beobachtungen oder durch schwierige Experimente den Stand der Sache gefördert. Jeder arbeitete allerdings nur auf seinem speciellen Gebiete. Es widersprachen sich daher die mit grossem Eifer trotz enormer Schwierigkeiten gesammelten Thatsachen stets, was zu scheinbar unvereinbaren Meinungsdifferenzen führte.

Hätte ein Forscher nur einmal eine umfassende Umschau über alle bekannten Thatsachen gehalten, so würde er sicherlich den innern Zusammenhang dieser sich scheinbar so widersprechenden Erscheinungen gefunden haben. Darum aber ist das Verdienst dieser Gelehrten nicht minder gering, denn nur auf Grund ihrer mannigfaltigen und mit objectivem Forschungseifer gesammelten Thatsachen ist es möglich dieses Problem zu lösen. Ich glaube nun, dafs diese schon in genügender Zahl vorhanden sind, um bereits jetzt einen Versuch der Enträtselung wagen zu dürfen.

Ich bemerke indessen, dafs dieser vorliegende Auszug nur die wichtigsten Behauptungen meiner Theorie enthält. Den Beweis durch Thatsachen werde ich in einer gröfsern Arbeit liefern. Einige derselben habe ich hier bereits, meist aber nur zur Erläuterung angeführt.

2. Neue Entwickelung vom Standpunkt der natürlichen Zuchtwahl.

Die Eigenschaft aller organisirten Wesen, welcher sie ihre mannigfaltige Entwickelung zu danken haben, ist ihre Variabilität. Die Tiere können in allen ihren Eigenschaften nach allen nur denkbaren Richtungen schwanken. Die Natur hingegen trifft unter diesen nur eine einseitige Auslese. Jedesmal, wenn ein Tier sich zu seinem Nachteil umgeändert hat, wird es im Kampf ums Dasein untergehn; dasjenige jedoch wird weiter leben und sich fortpflanzen können, bei welchem sich die betreffenden Organe günstiger gestaltet haben. Das heifst, die Natur züchtet nur solche Eigenschaften, welche dem Tiere je nach seiner Lebensweise nützlich sind. Die vollendete Thatsache erscheint uns dann nachher gleichsam wie eine zu einem bestimmten Zweck getroffene Einrichtung.

Nach Anerkennung der Wirkung der Variabilität und der natürlichen Züchtung nützlicher Eigenschaften, wird man das Vorhandensein solcher bei einem Tiere vermuten dürfen, wenn man seine Lebensweise kennt. Die hierdurch gegebene geringe Wahrscheinlichkeit wird aber erst durch die Beobachtung der Thatsachen zur Gewifsheit.

Wissen wir z. B., dafs ein Vogel auf dem Wasser schwimmend seine Nahrung sucht, so dürfen wir folgendermafsen schliessen: Diejenigen, deren gewöhnliche Vogelfüfse sich nicht an das Schwimmen angepafst haben, werden im Kampf ums Dasein untergehen, die Natur wird nur diejenigen für die Nachwelt auslesen, bei denen eine der Lebensweise entsprechende Ummodelung der Füsse stattgefunden hat. Wir können also mit mehr oder minder grofser Wahrscheinlichkeit von der Lebensweise auf das Vorhandensein einer entsprechenden Eigenschaft schliefsen. Diese Wahrscheinlichkeit ist weit entfernt von einer Gewifsheit, da ja die Anpassung eines Fusses an die Schwimmbewegung in mannigfaltig anderer Weise bewerkstelligt werden könnte.

Es lassen sich nun Umstände angeben, unter welchen bei Pflanzen und Tieren die Mehrproduction des einen Geschlechts von erheblichem Vorteil für die Fortpflanzung der Tiere ist. Es werden dann diejenigen Tiere, welche unter solchen Verhältnissen dem Bedürfnifs nach dem einen oder andern Geschlecht möglichst rasch abzuhelfen im Stande sind, — eben, weil sie die mifslichen Verhältnisse der Reproduction bessern, — mehr Nachkommen hinterlassen und diesen mit ihren übrigen Eigenschaften auch die günstige vererben, unter solchen Umständen mehr des einen Geschlechts hervorzubringen. Wie ich bei jedem einzelnen Punkte noch besonders zeigen werde, ist daher die Vermutung gerechtfertigt, dass die Natur solche nützlichen Eigenschaften in bezug auf die Produktion der beiden Geschlechter gezüchtet hat.

Mit dieser Überlegung ist natürlich nur eine gewisse Wahrscheinlichkeit und die Art und Weise der Entstehung dieser Eigenschaften gegeben. Der Beweis für ihr faktisches Dasein aber liegt in den vielen Thatsachen, die ich anzuführen im Stande bin.

Ich werde einmal die Umstände angeben, welche eine Mehrproduktion des einen Geschlechtes verlangen, und dann bei jedem einzelnen den Beweis durch eine Menge zoologischer, botanischer und statistischer Thatsachen liefern, dafs die Organismen auch wirklich die Eigenschaft haben unter solchen Umstän-

den mehr Individuen des einen oder andern Geschlechtes zu produzieren. Wie schon gesagt, kann ich jedoch in dieser Arbeit nur die Grundzüge meiner Theorie vorführen.

Ohne also irgend welche Theorie über Befruchtung etc. aufgestellt zu haben, glaube ich im Stande zu sein, eine Reihe von Faktoren angeben zu können, welche die Ausbildung des Embryos zum männlichen resp. weiblichen Geschlecht verursachen. Die Art und Weise, wie diese Umstände nun ihre Wirkung ausüben, bleibt allerdings vorläufig noch ein Rätsel. — Ebenso wenig, wie wir genau wissen, welche physiologischen Vorgänge mit den Erscheinungen der Befruchtung verknüpft sind, ebenso wenig will ich eine physiologische Erklärung der Vorgänge liefern, welche die Ausbildung des Geschlechtes im Gefolge haben. Dies Ziel wird nicht eher erreicht werden können, als bis alle Rätsel der Fortpflanzung gelöst sind. Der Gewinn aber ist der, dafs hiermit der Weg gezeigt ist, auf welchem später einmal eine solche zu erlangen ist; denn zunächst mufs man wissen, was überhaupt vor sich geht, ehe man erforschen kann, wie dieses stattfindet. Zunächst ist zu untersuchen, unter welchen Umständen eine Beeinflussung der Geschlechtsausbildung stattfindet und dann erst können die mit diesen Umständen verbundenen physiologischen Vorgänge erörtert werden. Teilweise wird aber auch dieses schon geschehen können.

II. Ausführung.

A. Umstände, die nur einen der beiden Erzeuger betreffen.

1. Direkte Ursache: Wirklicher Mangel an Individuen des einen Geschlechtes.

Alle Ursachen, welche das Geschlecht bestimmen, lassen sich einteilen erstens in solche, welche aus den Umständen des einen Erzeugers entspringen, während der andere sich in den entgegengesetzten Verhältnissen befindet, und zweitens in solche, welche auf beide Erzeuger gleichartig wirken.

Die Untersuchung der ersteren mufs zunächst vorgenommen werden. Die Besprechung des ersten auf das Geschlecht des Embryos einwirkenden Momentes liefert uns zugleich einen Einblick

in die Entstehung dieser Arbeit. Ich fand nämlich bei Menschen sowohl wie bei Tieren, dafs die männlichen und weiblichen Individuen stets und überall in einem ganz bestimmten Zahlenverhältnis geboren werden. Unter 25560 Geburten von Rennpferden fand Darwin das Verhältnis der männlichen zu den weiblichen Fohlen wie 99,7 zu 100. Beim Menschen werden stets ungefähr ebenso viel Knaben als Mädchen geboren, nämlich circa 105 Knaben auf 100 Mädchen. Die Knaben sind also anfangs in der Mehrzahl; aber bei ihnen finden sich mehr Totgeburten und auch die Kindersterblichkeit ist bei ihnen gröfser. Und zwar wird die Zahl der Knaben durch die beiden letzteren Einwirkungen so stark reduziert, dafs die Anzahl der beiden Geschlechter zur Zeit ihrer höchsten Reproductionsthätigkeit die gleiche ist. Dasselbe gilt für viele Pflanzen und Tiere. Es ist also Thatsache, dafs die Geschlechter zur Zeit der Reproduction in einem ganz bestimmten numerischen Verhältnis stehen und dass sie auch in einem ähnlichen durch die Sterblichkeit in der Jugend etwas modifizierten Zahlenverhältnis geboren werden.

Die konstante Aufrechterhaltung eines solchen Verhältnisses ist aber nur erklärbar durch die Annahme, dass Fehler — Abweichungen von der Norm — im Sexualverhältniss sich selbst korrigieren, dass ein Überschuss des einen Geschlechtes eine Mehrgeburt des andern bewirkt.

Es liegt also die Vermutung sehr nahe, dass alle Tiere die für ihre Reproduction sehr nützliche Eigenschaft haben werden, bei einem Mangel an Individuen des einen Geschlechtes mehr Junge von eben diesem Geschlecht zu produzieren.

Um die natürliche Züchtung einer solchen nützlichen Eigenschaft zu veranschaulichen, denken wir uns eine Anzahl Tiere derselben Art. Tritt jetzt z. B. Mangel an Weibchen ein, so haben wir folgende Verhältnisse:

Sämmtliche Männchen haben zusammen ebenso viel (nämlich dieselben) Nachkommen als sämmtliche Weibchen; da letztere nun in der Minderzahl sind, so stammt von jedem derselben durchschnittlich eine grössere Zahl von Nachkommen ab, als dies bei den Männchen der Fall ist. Es seien z. B. x Weibchen und n.x Männchen vorhanden und es würden z Nachkommen produziert, so stammen durchschnittlich von jedem Weibchen $\frac{z}{x}$ Junge,

von jedem Männchen aber nur $\frac{z}{n.x}$ Junge ab. Wenn nun jetzt ein Weibchen mehr weibliche Nachkommen produziert, so werden diese eine bedeutendere Zahl von Jungen hervorbringen können, als wenn dasselbe gleich viel männliche und weibliche geboren hätte, weil ja z. B. unter obigen Zahlenverhältnissen jedes Weibchen n mal so viel Individuen produziert als jedes Männchen. Wirft z. B. ein Weibchen A männliche und a weibliche, ein anderes aber umgekehrt A weibliche und a männliche Junge, so beziffert sich die Nachkommenschaft an Enkeln des ersten Weibchens auf $A \frac{z}{n.x} + a \frac{z}{x}$ und die des zweiten Weibchens auf $a \frac{z}{n.x} + A \frac{z}{x}$ Individuen, unter der Voraussetzung, dass jedes Junge die seinem Geschlecht entsprechende Durchschnittszahl an Nachkommen produzierte. In jedem einzelnen Fall sind diese zwar den stärksten Schwankungen ausgesetzt. Wenn ich aber an einem Beispiel den Gesammteffect veranschaulichen und berechnen will, so muss sich natürlich für diese die Durchschnittszahl wählen. — Wenn nun $A > a$ so dass $A = b.a$ ist, so beträgt die zuerst erwähnte zweite Generation nur $\frac{a\,z}{x}\left(\frac{b}{n} + 1\right)$ Individuen, die zuletzt genannte aber $\frac{a\,z}{x}\left(\frac{1}{n} + b\right)$, d. h. diese ist numerisch $\frac{1 + b.n}{b + n}$ mal so stark als erstere. Indem man nun für n und b bestimmte Werte einsetzt, kann man sich mit Hülfe dieser allgemeinen Formel jeden speziellen Fall veranschaulichen.

Für das normale Verhältniss $n = 1$, also bei gleicher Anzahl von Männchen und Weibchen zur Reproductionszeit, wird $\frac{1 + b\,n}{b + n} = 1$ für jeden Wert von b, d. h. welches das Sexualverhältniss der Nachkommenschaft eines Weibchens auch sein mag, sie wird stets dieselbe Anzahl Individuen zweiter Generation liefern.

Ganz anders gestaltet sich dies jedoch bei einem abnormen numerischen Verhältniss der beiden Geschlechter. Angenommen z. B. es seien zweimal so viel Männchen als Weibchen vorhanden, so würde das Verhältniss der Enkel $\frac{1 + 2\,b}{b + 2}$ sein. Produziert nun bei diesem Mangel an Weibchen eins derselben z. B. 3mal so viel weibliche als männliche Junge, während ein anderes das umgekehrte Verhältniss zeigt, so wird ersteres $\frac{7}{5}$ mal so viel Enkel

haben als letzteres; denn für b = 3 wird $\frac{1 + 2\,b}{b + 2} = \frac{7}{5}$.

Umgekehrt lässt sich für den Fall eines Mangels an Männchen (wenn n ein echter Bruch ist) zeigen, dass eine relativ stärkere Production von männlichen Jungen (bei gleicher absoluter Reproductionsstärke) auch eine absolut grössere Vermehrung in der zweiten Generation zur Folge hat.

Einen Einwurf nur ist es noch nötig zurückzuweisen. Es kann darauf hingewiesen werden, dass bei einem normalen Sexualverhältniss z. B. unter den Menschen ein männliches Individuum einige hundert Nachkommen erzeugen kann, ein weibliches aber nur sehr wenige. Es wäre also meine Behauptung unrichtig, nach welcher bei normalem Sexualverhältniss jedes männliche und weibliche Individuum durchschnittlich gleichviel Nachkommen produziert. Allerdings ist die Möglichkeit vorhanden, dass unter einer bestimmten Anzahl von Individuen mit normalem Sexualverhältniss ein männliches derselben bedeutend mehr Nachkommen produziere als ein weibliches. Die Verwirklichung dieser Möglichkeit ist aber eine in diesem Falle allerdings starke Abweichung von dem Durchschnitt; die übrigen männlichen Individuen werden daher desto weniger Nachkommen erzeugen. Während also das weibliche Geschlecht eine weit grössere Constanz in der Stärke der Reproduction zeigt, können bei den männlichen Individuen die grössten Schwankungen vorkommen. Es handelt sich aber bei der Berechnung nicht darum, wie weit die Extreme auseinanderfallen können, sondern darum, welches die Durchschnittszahl der Nachkommen ist; und diese hat unter normalen Geschlechtsverhältnissen für männliche und weibliche Individuen dieselbe Grösse.

Doch kehren wir zu unserer eigentlichen Aufgabe zurück. Es war mathematisch bewiesen worden, dass bei einem abnormen Sexualverhältniss ein Tier, welches mehr von den Individuen produziert, an denen es gerade mangelt, überhaupt mehr Nachkommen haben wird, als ein anderes, das sich nicht so verhält. Diese für die Reproduction günstige Eigenschaft wird sich also auf sehr viele vererben und nach und nach sich immer mehr ausbreiten, d. h. es findet eine natürliche Züchtung derselben statt.

Nachdem ich so den Vorgang der Erwerbung dieser Eigenschaft auseinander gesetzt und wohl jeden Zweifel hierüber beseitigt habe, ist die Vermutung gerechtfertigt, dass eine solche nützliche Eigenschaft auch wirklich existirt. Der Beweis hierfür ist durch Thatsachen zu liefern.

a. Verzögerte Befruchtung des Individuums.

Schreiten wir nun zu den Anwendungen und Beweisen der durch die obigen Überlegungen veranlassten Vermutung, dass alle Tiere die Eigenschaft haben bei Mangel an Individuen des einen Geschlechtes mehr derselben zu produzieren, so bieten sich im täglichen Leben der Menschen Erscheinungen, welche beweisen, dass bei einem Mangel an männlichen Individuen mehr Knaben geboren werden als unter normalen Verhältnissen.

Infolge socialer Einrichtungen giebt es Frauen, welche erst relativ spät zum ersten Mal gebären, die also lange auf die erste Conception haben warten müssen, sich also in einem Zustand befinden, der bei Tieren einem grossen Mangel an Männchen entsprechen würde. Solche ältere Erstgebärende zeigen daher einen grossen Knabenüberschuss, der das Durchschnittsmass bedeutend überschreitet. Um Feststellung dieser Thatsache haben sich Ahlfeld, Hecker, Winkel, Schramm und Bidder verdient gemacht. Letztere lieferten genauere Tabellen, aus denen sogar hervorgeht, dass je älter die Erstgebärenden sind, d. h. je länger sie auf die erste Conception haben warten müssen, je mehr ihr Zustand also dem eines Mangels an männlichen Individuen entspricht, sie auch desto mehr Knaben gebären. Angezweifelt hat, so viel mir bekannt ist, dieses Phänomen noch Niemand, so dass wir wohl mit Sicherheit den Satz aussprechen können: Späte Befruchtung der Frauen bewirkt eine Mehrgeburt von Knaben.

Die Erstgeburten überhaupt zeigen einen grösseren Knabenüberschuss. Der weibliche Teil war bis dahin noch nicht geschlechtlich beansprucht worden, bei dem männlichen aber ist dieses unwahrscheinlicher. Der Zustand des ersteren entspricht also einem Mangel an männlichen Individuen. Und in der That tendiert die erste Frucht zum männlichen Geschlecht. Ganz besonders stark ist dies bei ältern Erstgebärenden.

In der menschlichen Gesellschaft kann auch ein factischer Mangel an Individuen des männlichen Geschlechts dadurch eintreten, dass viele derselben abwesend sind, nämlich im Fall eines Krieges. Die Wirkung, welche dieser Mangel auf das Genitalsystem ausübt, geht dahin, das folgende Kind zum männlichen Geschlecht zu bestimmen. In der That bemerken wir nach Beendigung jedes Krieges ein starkes Überwiegen

von Knabengeburten. Dies ist schon sehr lange bekannt und niemals bezweifelt worden.

Die Vermutung also, dass die Menschen bei einem Mangel an männlichen Individuen mehr Knaben produzieren, haben wir durch die Thatsachen bestätigt gefunden.

Wenden wir uns jedoch zur folgenden Anwendung unseres allgemeinen Satzes, um mehr Beweise entgegenzunehmen.

b. Geschlechtliche Beanspruchung.

Untersuchen wir etwas näher, wodurch sich ein Mangel an Individuen des einen Geschlechtes z. B. an Weibchen bemerklich macht, so erhalten wir die unzweifelhafte Antwort, dass diese wenigen Weibchen von den vielen Männchen stärker geschlechtlich beansprucht werden als unter normalen Verhältnissen der Fall ist, wo dieser Mangel nicht herrscht. — Wenn nun der allgemeine Satz über den Einfluss des Mangels an Individuen richtig ist, so müssen alle Tiere durch natürliche Züchtung die Eigenschaft erlangt haben, im Falle sie stärker geschlechtlich beansprucht werden, mehr Individuen ihres eigenen Geschlechtes zu produzieren.

Dass dieses wirklich der Fall ist, hat der Züchter Fiquet durch Versuche an Rindern bewiesen. Je mehr Kühe der Stier bedienen musste, und je länger erstere geschont waren, desto mehr Stierkälber wurden geworfen. Umgekehrt erzeugen solche Kühe mehr Kuhkälber, deren Geschlechtslust schon durch einen verschnittenen Stier herabgesetzt ist und welche dann durch einen springlustigen lange nicht zugelassenen Stier gedeckt werden.

Fiquet sagt ferner: „Es ist eine ganz gewöhnliche Erscheinung, die alltäglich bei uns unter den zahlreichen Heerden vorkommt, welche unsere amerikanischen Prairien durchziehen, dass ein überangestrengter Stier allemal auch Stierkälber erzeugt, wogegen anderseits in Heerden, wo viele Stiere gehalten werden, die Kuhkälber überwiegen."

Untersuchen wir die physiologischen Erscheinungen etwas näher, die sich bei dem Mangel an Individuen des einen oder andern Geschlechts einstellen werden; legen wir uns also die Frage vor: Worin besteht denn eigentlich die Zustandsänderung z. B. der Männchen, wenn diese stärker geschlechtlich beansprucht werden? Die Antwort lautet unbestreitbar: Das gebildete Sperma wird, da ihr Genitalsystem stark beansprucht ist, sehr bald wieder verbraucht, bei starker geschlechtlicher Inanspruch-

nahme befruchten die Männchen mit relativ jungen Spermatozoen[1]).

Damit aber keinerlei Zweifel über die Richtigkeit dieser Verhältnisse aufkommen können, möchte ich hier ein Beispiel zur Demonstration einfügen. Und zwar, um ein recht klares Bild zu bekommen, wähle ich concrete Zahlenverhältnisse, die von den natürlichen nicht allzuweit abweichen.

Nehmen wir an, der Vorrat an Samen betrage 5 Ccm und bei einer Begattung würde 1 Ccm verbraucht[2]), zu dessen Ersatz 4 Tage nötig seien. Würde nun regelmässig alle 4 Tage eine geschlechtliche Verbindung stattfinden, so sind die jedesmal ejaculierten Samenfäden durchschnittlich 18 Tage alt, vorausgesetzt natürlich, dass stets die ungefähr ältesten verbraucht werden, was man wohl annehmen darf.

Wird jetzt bei eintretender stärkerer Beanspruchung der Act schon nach zwei Tagen wieder ausgeübt, so ist das Sperma durchschnittlich nur 16 Tage alt. Beim folgenden 14 und sofort. Der Vorrat an Samen wird stark abnehmen. Jetzt verringert sich aber die jedesmal ejaculierte Samenquantität und die Production von Samen vermehrt sich, so dass dies der gesteigerten Geschlechtsthätigkeit die Wagschale hält und ein Gleichgewichtszustand sich einstellen wird, bei dem der Vorrat an Samen constant bleibt.

Diesen Zustand können wir uns folgendermassen vorstellen: Der Vorrat an Samen ist gering, er betrage z. B. nur 3 Ccm, bei jeder Begattung wird nur wenig, z. B. nur $\frac{3}{4}$ Ccm verbraucht. Diese wird nach der Voraussetzung alle 2 Tage ausgeübt und das verbrauchte Sperma ($\frac{3}{4}$ Ccm) wird ziemlich rasch, nämlich schon in 2 Tagen, wieder ersetzt. Eine kleine Rechnung ergiebt nun, dass das jedesmal ejaculierte Sperma bei dieser starken Beanspruchung durchschnittlich 7 Tage alt ist.

Wir dürfen also wohl mit Sicherheit annehmen, dass ein geschlechtlich stark beanspruchtes Tier mit relativ jungem Sperma befruchtet. Wie nun Fiquets Versuche beweisen, erzeugt dieses mehr männliche Junge. Ein geschlechtlich nicht beschäftigtes Männchen hingegen zeugt mehr weibliche Individuen in Folge des höhern durchschnittlichen Alters seiner Spermatozoen.

---

[1]) Auf diese Beziehung zwischen der geschlechtlichen Beanspruchung und dem Alter des Sperma bin ich von Herrn Prof. Preyer aufmerksam gemacht worden.

[2]) Die Masse des ejaculierten Samens beim Menschen beträgt nach Mantegazza 0,7—6,0 Ccm.

Genau Entsprechendes gilt vom weiblichen Geschlecht. Wird dieses stark beansprucht, so werden die Eier sofort befruchtet werden, sobald sie nur dazu fähig sind; solche früh befruchtete Eier neigen zum weiblichen Geschlecht.

Zur Veranschaulichung dieser Vorgänge denken wir uns bei einer Tierspecies träte plötzlich ein grosser Überschuss von Männchen auf, sodass es deren etwa dreimal so viel gäbe als Weibchen. Tritt jetzt die Brunstzeit ein, so ist die Wahrscheinlichkeit für jedes Weibchen, sofort von einem der vielen Männchen befruchtet zu werden, äusserst gross. Bei einem Überschuss an Männchen werden demnach die Eier sehr bald nach ihrer Ablösung also relativ jung befruchtet, und diese haben alsdann die Tendenz sich weiblich auszubilden, was noch besonders bewiesen werden wird.

Veranschaulicht man sich jetzt einen grossen Mangel an Männchen, so ersieht man sofort, dass die grosse Mehrzahl der Weibchen erst spät nach Beginn der Brunstzeit von den wenigen stark beschäftigten Männchen befriedigt wird. Bei einem Mangel an Männchen werden also die Eier erst durchschnittlich spät nach ihrer Ablösung d. h. relativ alt befruchtet, und diese tendieren sich zum männlichen Geschlecht auszubilden. Die hierfür sprechenden Thatsachen werde ich gleichfalls weiter unten anführen.

Vorher aber ist es noch nötig etwaige Zweifel zu beseitigen, die darüber entstehen könnten, ob diese Verhältnisse ebenso stattfinden bei solchen Tieren, deren Reproduction nicht an eine bestimmte Zeit gebunden ist. Denkt man sich, dass die weiblichen Individuen z. B. beim Menschen plötzlich doppelt so stark beansprucht werden als vorher, so wird sich allerdings die Geschlechtsthätigkeit ebenso gut für die spätern Tage nach der Menstruation als für die frühern verdoppeln. Eine Bevorzugung letzterer ist nicht anzunehmen. Auch durch den Umstand, dass anfangs die Conceptionscapacität bedeutend grösser ist, wird das Verhältniss nicht geändert. — Wäre dieselbe anfangs z. B. dreimal so gross, so kann man sich dies leichter vorstellen, indem man annimmt, im Anfang fände die geschlechtliche Verbindung dreimal so oft statt und es hätte alsdann jede eine gleiche Wahrscheinlichkeit zu befruchten. Verdoppelt sich jetzt die Beanspruchung, so werden anfangs in derselben Zeit sechs Begattungen stattfinden, auf welche später nur zwei kommen, d. h. es wird auch jetzt noch anfangs dreimal so oft der Act ausgeübt als nachher. Dies Verhältniss wird also durch die Verschiedenheit der Beanspruchung nicht gestört. — Jetzt tritt aber der Umstand ein, den man leicht

übersehen könnte, dass nämlich bei stärkerer Thätigkeit eine von den ja auch bald nach der Loslösung des Eies häufiger stattfindenden Begattungen befruchtend gewirkt haben kann, was bei der Häufigkeit sehr wahrscheinlich ist, und dass alsdann alle folgenden wirkungslos sind, mögen sie nun häufig stattfinden oder selten. Beim Menschen bewirkt also eine stärkere geschlechtliche Beanspruchung eine relativ häufigere Befruchtung bald nach der Menstruation.

Nehmen wir z. B. an, durchschnittlich wirke von x Begattungen eine befruchtend, so wird bei stärkerer Beanspruchung der $x$te Zeugungsact früher nach der Menstruation stattfinden als gewöhnlich; daher wird auch die Befruchtung des Eies eher nach der Loslösung d. h. im jugendlicheren Zustand erfolgen. — Oder noch allgemeiner: An einem bestimmten Zeitpunkt nach der Menstruation ist die Wahrscheinlichkeit, dass die Befruchtung stattgefunden hat, bei stärkerer Beanspruchung grösser als bei schwächerer.

Allgemein können wir also sagen:

Je grösser der Mangel an Individuen des einen Geschlechtes ist, je stärker die vorhandenen in Folge dessen geschlechtlich beansprucht werden, je rascher, je jünger ihre Geschlechtsproducte verbraucht werden, desto mehr Individuen desselben Geschlechts erzeugen sie.

Von einem solchen überangestrengten Genitalsystem kann man mit Janke sagen, es habe geringe geschlechtliche Kraft, indem man dabei an die Leistung bei einer Begattung denkt. Eine Schonung des Genitalsystems bewirkt dagegen eine höhere geschlechtliche Kraft oder Prävalenz.

c. Verzögerte Befruchtung des Eies.

Als physiologische Wirkung einer stärkern Beanspruchung des weiblichen Geschlechtes hatte sich eine frühzeitige Befruchtung der Eier und damit stärkere Production des weiblichen Geschlechtes ergeben.

Dass dies keine leere Spekulation ist, sondern auch wirklich dem thatsächlichen Verhalten entspricht, kann experimentell gezeigt werden. Die Versuche von Thury nämlich beweisen, dass junge Eier mehr zum weiblichen Geschlecht, ältere, bei denen eine Verzögerung der Befruchtung ein-

getreten ist, dagegen mehr zum männlichen Geschlecht neigen.

Er hat nämlich gezeigt, dass im Anfang der Brunst belegte Kühe stets Kuhkälber werfen. Solche dagegen, welche länger hatten warten müssen, erzeugten stets Stierkälber. Bei ihnen hatte eine Verzögerung der Befruchtung des Eies stattgefunden und der Zustand des letzteren entsprach einem Mangel an männlichen Individuen. Die Anwendung eines solchen Kunstgriffes ist natürlich nicht unfehlbar mit Erfolg belohnt, weil ja auch andere Momente von Einfluss sind.

Allerdings ist die Theorie von Thury angegriffen worden. Auf die Verteidigung derselben kann ich mich aber hier nicht einlassen. Auch lassen sich noch viele andere Thatsachen anführen, was ich in einer grössern Arbeit thun werde.

d. Arrenotokie.

Der denkbar extremste Fall einer verzögerten Befruchtung des Eies tritt dann ein, wenn das Ei, das befruchtungsfähig ist und unter normalen Verhältnissen auch stets befruchtet wird, in Folge eines Mangels an Männchen oder eines zufälligen dem entsprechenden Umstandes gar nicht befruchtet wird. Die Wirkung ist auch das Extrem des Sexualverhältnisses, d. h. aus diesen Eiern gehen nur Männchen hervor.

Bewiesen wird dies durch die Parthenogenesis der Bienen und Wespen. Ist die Königin flügellahm und kann daher nicht begattet werden, so legt sie nur männliche Eier; oder ist im Alter ihr vorrätiger Samen erschöpft, oder ist ihr Receptaculum verletzt, oder sind die Samenfäden durch Frost getötet, so wird sie ebenfalls drohnenbrütig. — Bei den Wespen legen die kleinen Weibchen zu einer Zeit, wo noch gar keine Männchen da sind, in Folge der Nichtbefruchtung nur männliche Eier.

Auf die Thelytokie sowie auf den Unterschied zwischen ihrer Verursachung und der der Arrenotokie werde ich später zu sprechen kommen.

2. Indirecte Ursachen, die einem Mangel an Individuen aequivalent sind.

a. Mangelhafte Ernährung.

Wir hatten oben gesehen, dass bei Mangel an Individuen des einen Geschlechts diese wenigen stärker geschlechtlich in Anspruch genommen werden, wodurch ihre Geschlechtsproducte derartig umgeändert werden, dass diese Tiere mehr ihres eigenen Geschlechtes produzieren.

Ist dies aber richtig, so müssen auch alle Umstände, die von Einfluss auf die Qualität der Geschlechtsproducte sind, auch von Einfluss auf das Geschlecht der Nachkommen sein.

Eine solche Wirkung besitzt die Ernährung des Genitalsystems; je weniger Nahrung nämlich dieses empfängt, desto weniger rasch kann es den gestellten Anforderungen entsprechen.

In folge eines wirklichen Mangels an Individuen des einen Geschlechts steigen bei gleichbleibender Leistungsfähigkeit des Reproductionsapparates die Anforderungen an denselben und er ist überangestrengt.

In folge einer mangelhafteren Ernährung nimmt bei gleichbleibenden Anforderungen die Leistungsfähigkeit des Systems ab und es ist gleichfalls überangestrengt.

Eine solche starke Beanspruchung des Genitalsystems bewirkt, wie schon oben durch die Fiquet'schen Versuche bewiesen wurde, eine Mehrgeburt desselben Geschlechtes. Fiquet hat aber auch den Einfluss der Nahrung bewiesen. Eine gutgefütterte Kuh von einem hungrigen Stier bedient, ergiebt stets ein Stierkalb und umgekehrt. Es wird also hierdurch bewiesen, dass der von mir angegebene Zusammenhang zwischen der Ernährung und der Leistungsfähigkeit des Genitalsystems besteht.

Bei gleich bleibender Beanspruchung kann also durch Verringerung der Nahrungszufuhr indirect eine Überanstrengung des Genitalsystems herbeigeführt werden. Diese hat natürlich dieselbe Wirkung, als wenn sie durch factischen Mangel an Individuen des betreffenden Geschlechtes verursacht wäre.

Schon lange vor Fiquet wurde diese Erscheinung von dem französischen Züchter Tellais in Ille-et-Vilaine entdeckt. Er fand durch eine ziemliche Anzahl von Versuchen, dass schwache Stiere

mit kräftigen Kühen gepaart vorherrschend Stierkälber zeugten, dass dagegen schwache Kühe, die von kräftigen Stieren belegt wurden, mehr Kuhkälber warfen. Dies ist natürlich nur insofern richtig, als man vom allgemeinen Wohlergehen des Tieres einen Schluss machen darf auf das des Genitalsystems.

b. Relatives Alter.

Einen ferneren Umstand, der zweifellos von Einfluss auf die Qualität der Geschlechtsproducte ist, bildet das Alter des Individuums. Wir sehen, dass die Geschlechtsthätigkeit in einem gewissen Alter beginnt, viel später aber erst das Maximum erreicht, im Alter wieder abnimmt und zuletzt verschwindet. Jedenfalls ist dies zurückzuführen auf eine zuerst zunehmende und nachher wieder sinkende Ernährung des Genitalsystems. Hieraus aber folgt, dass jedes Individuum zur Zeit seiner höchsten geschlechtlichen Leistungsfähigkeit sein eigenes Geschlecht am wenigsten der Frucht übertragen wird. — Die Sitte bringt es nun mit sich, dass die Frauen und Männer, welche vor dem Eintritt der grössten Fortpflanzungsfähigkeit heiraten, nur einen geringen Bruchteil ausmachen, dass vielmehr bei dem weitaus grössten Teil der stehenden Ehen beide Erzeuger dieses Maximum bereits überschritten haben. — Da nun die grösste Wahrscheinlichkeit für eine Knabengeburt eintritt, wenn die Frau dieser Zeit möglichst nahe, der Mann aber möglichst fern ist, so gilt für die meisten Ehen der Satz, dass der Knabenüberschuss dann am grössten ist, wenn der Mann bedeutend älter ist als die Frau.

Für die kleine Zahl verfrühter Ehen gilt nur anfangs das Umgekehrte.

Dieses Gesetz wurde von Hofacker und Sadler entdeckt und später von Goehlert und Legoyt (aus 58000 Fällen) näher begründet.

Es lassen sich nun sämmtliche bis jetzt angeführten Momente zurückführen auf die Wirkung des Alters der Geschlechtsproducte. Da diese Auseinandersetzung jedoch zu weit führen würde, da ich ferner auch noch nicht alle sich hieraus ergebenden Consequenzen durch Thatsachen beweisen kann, so muss ich es vorläufig mit dieser Andeutung bewenden lassen.

Das Ergebniss des ersten Teiles der Arbeit ist also, dass die Tiere durch Anpassung die Eigenschaft erworben haben, bei anomalem Sexualverhältniss mehr Individuen des Geschlechtes hervorzubringen, an denen es mangelt. Eine solche Mehrgeburt tritt auch ein, wenn indirecte Ursachen auf das Geschlechtssystem einwirken, welche einem Mangel an Individuen des einen Geschlechts aequivalent sind.

Leider habe ich hier manches nicht Unwesentliche gar nicht berücksichtigen können, z. B. den Einfluss anomaler Sexualverhältnisse, d. h. Polyandrie und Polygamie bei Menschen und Tieren. Auch die Wirkung eines systematischen Knaben- resp. Mädchenmordes zu erläutern wäre nicht uninteressant gewesen.

Dieser Auszug soll indessen nur die Grundzüge meiner Theorie enthalten.

B. Umstände, welche beide Erzeuger betreffen: Die Ernährung des Genitalsystems.

1. Einfluss auf die Reproduction überhaupt.

Wir gelangen jetzt zu dem zweiten Teil der Arbeit, nämlich zu der Untersuchung der Wirkung von solchen Einflüssen, welche nicht wie die vorigen nur den einen Erzeuger betreffen, während der andere sich in den entgegengesetzten Umständen befindet, sondern welche auf beide Erzeuger in gleicher Weise einwirken.

Hierzu gehört vor allem die stets schwankende Ernährung. Bald leben die Tiere mehr im Überfluss, bald leiden sie Mangel, bald können sehr viel Tiere von der vorhandenen Nahrungsmenge leben, bald reicht diese nur für wenige aus.

Es wird nun eine nützliche Eigenschaft der Tiere sein, sich in der Stärke der Reproduction genau nach den vorhandenen Existenzmitteln zu richten.

Man könnte dies bezweifeln und vermuten, dass die Fortpflanzungsstärke der Tiere unabhängig von äussern Umständen also stets proportional der Anzahl der produzierten Nachkommen sei. Man könnte mir folgendes Beispiel entgegenhalten: Es herrscht so grosser Nahrungsmangel, dass 90 $^0/_0$ der Tiere zu Grunde gehn. Trotzdem produziert ein Tier hundert Nachkommen, während ein anderes unter diesen Verhältnissen nur zehn erzeugt. Alsdann könnte man glauben, dass in folge der Sterblichkeit von erstern

zehn, von letzteren nur eins übrig bleiben würde, dass ersteres Tier sich also doch trotz Nahrungsmangel zehn mal so stark fortpflanzen würde als letzteres. Diesen Einwurf werde ich im Folgenden widerlegen.

Es ist zunächst aber durchaus nötig einen Unterschied zu machen zwischen zwei Worten, welche gewöhnlich als gleichwertig gebraucht werden. Die Vermehrung wird bestimmt durch die Anzahl Junge, welche ein Tier überhaupt hervorbringt, die Fortpflanzung eines Tieres jedoch bemisst sich nur nach der Zahl der Jungen, welche zur Ausbildung und Vermehrung gelangen. So unterscheiden sich die beiden Begriffe leicht.

Ob nun eine grosse Vermehrung mit einer stärkeren Fortpflanzung verknüpft ist, das hängt von den äussern Umständen ab, in denen sich die Species befindet. Es ist selbstverständlich, dass eine starke Reproduction im Fall eines Überflusses von Nutzen ist, da ja diese vielen Nachkommen sich ernähren und vermehren können. — Bei Nahrungsmangel indessen verhält es sich anders. Wenn z. B. ein Weibchen 10 a Junge produziert, so wird jedes von der Mutter viel weniger gut ernährt sein resp. wird weniger Dottermaterial erhalten haben, als wenn es nur a erzeugt hätte. Bei einer solchen Überproduction während des Mangels werden die Jungen schon von vorn herein schwächlicher ausgebildet sein als die, von denen nur a geboren wurden. Erstere werden daher eine weit grössere Sterblichkeit zeigen als letztere. Sie werden sich ferner den Kampf ums Dasein noch gegenseitig erschweren, sie werden den relativen Mangel, der sich nach der Nahrungsmenge pro Kopf bemisst, noch vergrössern, z. B. würde hier die Nahrungsmenge pro Individuum anfangs nur etwa ein zehntel von der sein, welche den andern Tieren zur Verfügung steht. Man muss bedenken, dass Geschwistertiere sich von der Geburtsstätte aus verbreiten, dass sie während ihres Lebens ein Gebiet durchwandern werden, welches der Wahrscheinlichkeit nach diesen Ausgangspunkt zum Centrum hat. Dadurch dass diese Geburtsstätte nicht ein Punkt, sondern das ganze oder ein Teil des Verbreitungsgebietes der Mutter sein kann, wird dies Verhältniss nicht geändert. Hieraus geht hervor, dass Geschwistertiere sich am allermeisten den Kampf ums Dasein erschweren werden. Ganz besonders stark wird dies aber bei Überproduction im Nahrungsmangel eintreten. Die Folge von dieser Nahrungsconcurrenz wird sein, dass die Tiere sich erst recht weniger gut ausbilden werden als unter normalen Verhältnissen. Die an und für sich schon

grosse Sterblichkeit wird durch diesen zweiten Umstand noch verstärkt. Wenn z. B. von der vorhandenen Nahrung nur *a* Individuen leben können, so müssen von den 10 *a* Jungen unbedingt 9 *a* sterben. Die übrig bleibenden *a* werden in folge der schlechteren Ernährung vor der Geburt und nach derselben und endlich deswegen eine grössere Sterblichkeit zeigen, weil auf ihrem Verbreitungsgebiete überhaupt nicht mehr so viel Nahrung vorhanden ist, als wenn von anfang an nur soviel Tiere dagewesen wären, als unter diesen Verhältnissen hätten leben und gedeihen können. Es ist also unzweifelhaft, dass von dem ersten Tier trotz zehnfacher Vermehrung nicht so viel Junge zur Ausbildung gelangen werden, als von dem zweiten. — Aber eine Überproduction zieht noch weitere Schäden nach sich. Es werden nämlich auch diese wenigen Tiere der mangelhafteren Ernährung wegen pro Individuum weniger Nachkommen erzeugen als die besser genährten Jungen des zweiten Tieres. Und endlich werden diese wenigen Nachkommen dieser wenigen Tiere noch eine grössere Sterblichkeit zeigen, weil ihre Erzeuger sich nicht genügend hatten ausbilden können.

Ich glaube also mit genügender Ausführlichkeit bewiesen zu haben, dass ein Tier, welches trotz Nahrungsmangel sich stark vermehrt, sich schwächer fortpflanzt als ein Tier, welches nur so viel Nachkommen erzeugt, als unter diesen Umständen leben und gedeihen können.

Für die Stärke der Fortpflanzung wird es daher vorteilhaft sein, wenn die Tiere sich in der Stärke ihrer Vermehrung genau den vorhandenen Existenzmitteln anschmiegen.

Man darf daher wohl vermuten, dass alle organisirten Wesen in folge ihrer Variabilität und mit Hülfe der natürlichen Züchtung nützlicher Eigenschaften die Eigentümlichkeit erlangt haben werden, dass die wechselnde Ernährung erstens überhaupt einen grossen Einfluss auf das Genitalsystem hat, und zweitens, dass diese dahin wirkt, bei Überfluss an Nahrung eine stärkere Reproduction und bei Mangel eine schwächere eintreten zu lassen.

Die Erfahrung beweist nun, wie sehr diese Vermutung gerechtfertigt ist.

Es war dem scharfen Beobachtungsgeiste Darwins wohl bekannt, dass der Genitalapparat der gegen wechselnde Ernährung empfindlichste Teil des ganzen Körpers ist. Er sagt darüber: „Es kann nachgewiesen werden, dass das Reproductionssystem in ausserordentlichem Grade — doch wissen wir nicht warum — für

veränderte Lebensweise empfindlich ist.“ An einer andern Stelle weist er namentlich in Bezug auf Pflanzen nach, dass vor allem am leichtesten die Geschlechtsorgane unter der Ungunst äusserer Umstände leiden.

Lässt man Daphniden hungern, so äussern sich die Folgen zuerst an den Fortpflanzungskörpern. Die Tiere nähren sich alsdann von ihren eigenen Geschlechtsproducten (Weismann). Ähnliches tritt unter solchen Umständen bei Bienen ein, welche alsdann taube, d. h. nicht entwickelungsfähige Eier legen, die mit zu wenig Dottermaterial ausgestattet sind (Claus, Siebold). Nach Trembley, Marshall und andern ist die Reproductionsstärke von Hydra auf das Empfindlichste abhängig von der Nahrungszufuhr. Bei sehr guter Ernährung findet sogar eine unnatürlich starke Vermehrung statt, indem statt vieren ein ganzer Kranz von Knospen auftritt. Bei hungernden Individuen hört aber die Knospung sofort auf und schon gebildete können sogar wieder resorbiert werden; das Tier lebt also auf Kosten seiner Geschlechtsproducte. Solche Thatsachen liessen sich noch in Menge anführen.

Alle diese mit dem Nahrungsmangel verbundenen Vorgänge bewirken eine Verringerung der Reproductionsstärke. Das Maximum der letzteren fällt daher stets in die Zeit des grössten Nahrungserwerbes.

Die Wirkung einer besseren Ernährung sehen wir deutlich bei der Vergleichung unserer wohl gepflegten Haustiere mit den wilden Stammformen. Durch die Domestication tritt eine frühere Geschlechtsreife, eine häufigere Brunst und eine grössere Fruchtbarkeit ein. Auch begatten sich namentlich im Stall gehaltene Tiere zu jeder Jahreszeit. Beispiele sind bekannt.

Es können auch indirekt wirkende Ursachen eintreten. Wenn nämlich kein wirklicher Nahrungsmangel vorliegt, so kann doch das Genitalsystem deswegen schlechter ernährt werden, weil der übrige Körper mehr Stoffe für seinen individuellen Haushalt verbraucht als unter normalen Verhältnissen. Dies tritt dann ein, wenn die Anforderungen an den Körper in bezug auf Muskelarbeit oder Wärmeproduction gesteigert werden.

Wir bemerken daher, dass der besser genährte und mehr eine sitzende Lebensweise führende Städter durchschnittlich geschlechtlich eher reif ist als der Landbewohner, der sich vielfach schlechter nährt und körperlich weit angestrengter arbeitet. Es ist bekannt, dass Entbehrungen die Mannbarkeit verzögern, während wir wiederum sehen, dass sie bei den höhern Klassen der Bevöl-

kerung früher eintritt als bei den niedern. Bei geringerer Nahrung nimmt die Menstruation ab, sie ist stärker bei Städterinnen als bei Bäuerinnen, stärker bei Müssiggang als bei körperlicher Arbeit. Daher sehen wir auch, dass nach fruchtbaren Jahren erheblich mehr Kinder geboren werden als unter normalen Verhältnissen, während nach einer Hungersnot das Entgegengesetzte eintritt.

Wie schon angeführt wirkt verminderte Wärmeproduction in derselben Weise wie Nahrungsüberfluss. In heissen Klimaten tritt daher die Geschlechtsreife früher ein, und die Menstruation ist hier bedeutend stärker.

Sogar die Jahreszeiten äussern ihren Einfluss. Im Sommer werden mehr Kinder gezeugt als im Winter, das Maximum der Conceptionscapacität fällt (wenigstens in Schottland, nach Haycraft) genau mit dem Maximum der Temperatur zusammen.

Auch für Tiere lässt sich der Einfluss körperlicher Anstrengung und der des Klimas nachweisen.

Die Tiere mit der schwierigsten Lokomotionsweise, die Vögel, Fledermäuse und Insecten erübrigen am wenigsten für ihre Nachkommen, während Fische und besonders aber Parasiten, welche für Bewegung wenig oder gar keinen Stoff mehr ausgeben, eine grosse Reproductionsfähigkeit zeigen.

In bezug auf das Klima bemerkt man bei Tieren genau dieselben Erscheinungen wie beim Menschen. Wenigstens bei Haustieren ist dies beobachtet.

Mit der Abnahme der Ausgaben für den individuellen Haushalt steigt die Leistungsfähigkeit des Genitalsystems.

Wir sehen also, dass die Tiere die Fähigkeit erlangt haben bei Existenzerleichterung, d. h. bei Eintritt von Überfluss oder bei Verminderung der eigenen Ausgaben mit der Möglichkeit einer stärkeren Reproduction auch die Verwirklichung derselben zu verbinden. Während alle übrigen Organe eine weit grössere Konstanz in der Ernährung zeigen, ist es besonders der Genitalapparat, auf den der Wechsel der Lebensverhältnisse seinen Einfluss üben wird; in Folge dessen richtet sich dieser in seiner Thätigkeit genau nach der augenblicklichen Existenzmöglichkeit.

2. Ernährungsverhältnisse der Geschlechter.

Da nun in bezug auf die Fortpflanzung in Folge eingetretener Arbeitsteilung insofern ein Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern besteht, als dem Weibchen die Hauptaufgabe hierbei

zu kommt, die Aufgabe nämlich denStoff zum Aufbau des Embryo zu liefern, so wird das Weibchen oder mindestens sein Genitalsystem mehr Nahrung verbrauchen als das Männchen resp. der Fortpflanzungsapparat desselben. Dieses ist zunächst zu beweisen. — Ist dies eingesehen, so liegt die Vermutung nahe, dass die Tiere wohl die Eigenschaft erlangt haben könnten, im Überfluss also dann, wenn stärkere Vermehrung nützlich ist, besonders mehr Weibchen zu produzieren, weil diese ja die Hauptarbeit bei der Reproduction zu leisten haben, weil bei einem Überschuss von Weibchen die Vermehrung erst recht stark von statten gehen kann. Dies durch Thatsachen zu stützen ist meine weitere Aufgabe.

Was zunächst die stärkere Ernährung des weiblichen Geschlechtes anbetrifft, so ist es nach dem jetzigen Stande der Wissenschaft noch unmöglich den Beweis für sämtliche Tiere zu bringen. Keine bekannte Thatsache spricht aber gegen meine Behauptung, d. h. bei keinem bekannten Tier gebraucht das männliche Genitalsystem mehr Nahrung als das weibliche. Von den direct für mich sprechenden Thatsachen kann ich nur einige wenige hier kurz andeuten.

Bei vielen Tieren sind die Männchen winzig klein, oft leben sie parasitenähnlich auf oder in dem Körper des Weibchens, bei vielen haben sie nicht einmal einen Darm, nehmen keine Nahrung auf und leben überhaupt nur kurze Zeit. Bei andern begegnen wir einem einseitigen Parasitismus und zwar ist es stets das Weibchen, welches schmarotzt und oft zu einem unförmlichen Eiersacke anschwillt. Niemals aber zeigt es sich, dass das Männchen allein parasitierte. Da das Weibchen über viel mehr Nahrungsmaterial verfügt, so finden sich an ihm auch häufiger Parasiten als beim männlichen Geschlecht; zu diesen gehört oft sogar das eigene Männchen. Absolut unmöglich ist aber der umgekehrte Fall, dass nämlich an dem schwächer genährten Männchen das stärker genährte Weibchen schmarotzte.

Wenn ich auch hier nur auf die auffälligsten Beispiele flüchtig hinweise, so lässt sich doch durch das ganze Tier- und Pflanzenreich und auch beim Menschen ein Ernährungsunterschied der beiden Geschlechtssysteme nachweisen.

Ja selbst für Hermaphroditen kann dieser Satz bewiesen werden.

Einer Änderung in der Nahrungszufuhr gegenüber verhält sich das weibliche Geschlecht sogar ganz anders als das männliche. Ich bin zu beweisen im Stande, dass ersteres weit abhängiger von der Nahrung ist und dass sein Genitalsystem weit

empfindlicher reagiert auf die Schwankungen in den Ernährungsverhältnissen.

3. Einfluss auf das Sexualverhältniss.

Es wurde schon oben bewiesen, dass die Tiere die Fähigkeit haben sich in ihrer Reproductionsstärke genau den Ernährungsverhältnissen anzuschmiegen. Da nun, wie ich weiter gezeigt habe, den Weibchen die Hauptaufgabe hierbei obliegt, so wird die absolute Reproduction besonders durch eine relativ starke Mehrproduction von Weibchen erhöht werden können.

Ich hatte daher bereits die Vermutung ausgesprochen, dass die Tiere durch natürliche Züchtung die Fähigkeit erlangt haben möchten bei eintretendem Überfluss besonders mehr weibliche Individuen hervorzubringen und sich überhaupt in der Zahl der produzierten Weibchen genau nach den Ernährungsbedingungen zu richten. Dies ist eine sehr vorteilhafte Eigentümlichkeit, da alsdann mit Hülfe der Weibchen, denen ja die Hauptarbeit bei der Reproduction zufällt, eine ganz besonders starke Vermehrung eintreten kann; und es liegt im Interesse der Fortpflanzung der Tiere, dass der Überfluss durch möglichst starke Reproduction ausgenutzt werde.

Wenn dies richtig ist, so müssen auch umgekehrt bei eintretendem Mangel mehr Männchen geboren werden, die Zahl der Weibchen muss abnehmen, und alsdann tritt eine besonders schwache Vermehrung ein.

Eine wie starke Vermehrung mit Hülfe eines Weibchenüberschusses eintreten kann, mag an folgendem Beispiel erörtert werden.

Denken wir uns eine Species, deren Tragzeit vier Monate betrage, produziere bei Eintritt von Überfluss viermal so viel weibliche als männliche Individuen. (Der Veranschaulichung wegen sei diese drastische Zahl gestattet.) Fragen wir nun, wie gross die Vermehrungsfähigkeit dieser Tiere ist, so ergiebt sich folgendes. Trotzdem alsdann auf je ein Männchen vier Weibchen kommen, können letztere doch fortwährend in Reproductionsthätigkeit gehalten werden. Da nämlich durchschnittlich jeden Monat eins derselben wieder befruchtungsfähig wird, so kann das Männchen dieses sofort wieder befruchten, indem das Sperma in wenigen Tagen wieder ersetzt wird. Fünf Tiere können also pro Monat ein Junges liefern.

Anders verhält es sich aber, wenn die Tiere diese günstige Eigenschaft nicht hätten, wenn sie trotz Eintritt des Überflusses ebenso viel männliche wie weibliche Individuen erzeugten. Es werden dann je zwei Tiere (ein männliches und ein weibliches) in vier Monaten ein Junges hervorbringen, zehn Individuen werden demnach in dieser Zeit fünf produzieren, während bei den Tieren, welche im Überfluss mehr Weibchen erzeugten, zehn Individuen in vier Monaten acht Junge hervorbringen konnten. Wir sehen also, dass die Reproductionsfähigkeit einer Anzahl Tiere hauptsächlich von der Zahl der Weibchen abhängt, da diesen ja die Hauptfunction hierbei zukommt.

Nun aber kann man mir folgenden Einwand entgegenhalten: Man denke sich eine Abteilung Tiere mit normalem Sexualverhältniss, und diese produziere auch bei Eintritt von Überfluss gleichviel Männchen und Weibchen. Nur ein Tier habe die Eigenschaft unter diesen Verhältnissen mehr Weibchen hervorzubringen, so wird mit Hülfe derselben die ganze Abteilung allerdings mehr Nachkommen hinterlassen können. Bei diesem Überschuss von Weibchen aber wird eins derselben durchschnittlich weniger Nachkommen haben als die Männchen. Folglich wird ein Tier, welches die Eigenschaft nicht hat mehr Weibchen bei Nahrungsüberfluss zu produzieren, sondern welches, während alle übrigen Geburten einen Weibchenüberschuss zeigen, mehr Männchen hervorbringt, mehr Nachkommen hinterlassen als die übrigen Tiere. Man könnte nun glauben, dass die Eigenschaft bei Nahrungsüberfluss mehr Weibchen zu gebären für die Vermehrung der ganzen Abteilung allerdings günstig, für die Vermehrung des betreffenden Individuums aber ungünstig sei und in Folge dessen unmöglich von der Natur gezüchtet werden könnte.

Die Unzulässigkeit dieser Schlüsse geht aus folgender Überlegung hervor. Man denke sich auf dem Verbreitungsgebiet eines Tieres herrsche Mangel an Nahrung. Dieses Tier habe aber die Eigenschaft dennoch relativ mehr Weibchen zu gebären, so werden diese Jungen sich auf einem Gebiet bewegen, welches das Verbreitungsgebiet der Mutter zum wahrscheinlichsten Centrum hat. Die auf dieser Fläche lebenden Tiere werden mit Hülfe dieser Weibchen relativ viel Nachkommen erzeugen können (wie ich oben bewiesen habe). Und zwar stammen, wenn die übrigen Tiere mehr Männchen produzierten, von jedem Weibchen sogar mehr Nachkommen ab als von jedem Männchen. Da aber der Voraussetzung nach auf diesem Gebiete Nahrungsmangel herrscht, so wird (wie

ich ebenfalls schon bewiesen habe) eine relativ stärkere Vermehrung eine relativ schwächere Fortpflanzung zur Folge haben. Das Weibchen also, welches die Eigenschaft hatte, im Mangel mehr weibliche Individuen zu produzieren, wird nur wenig Nachkommen hinterlassen. Also gerade die stärkere Vermehrung ist es, welche der Fortpflanzung des Tieres und damit der Vererbung und Ausbreitung dieser Eigenschaft entgegentritt.

Das Umgekehrte lässt sich von einem Tiere beweisen, welches bei Nahrungsmangel mehr Männchen hervorbrachte. Diese der Fortpflanzung günstige Eigenschaft erfährt also eine natürliche Züchtung.

Für den Fall eines Überflusses gilt natürlich das entgegengesetzte. Hier ist eine starke Production von Weibchen günstig; denn mit Hülfe derselben tritt eine stärkere Vermehrung ein und diese entspricht einer ebenso starken Fortpflanzung, da die Nachkommen alle leben und gedeihen können.

Produziert dagegen ein Tier trotz Überfluss mehr Männchen, so wird dadurch die Vermehrung auf dem betreffenden Verbreitungsgebiete reduziert zu einer Zeit, wo eine starke Vermehrung auch eine starke Fortpflanzung zur Folge haben würde.

Wenn nun in Folge eben besprochener Eigenschaft beim Überfluss mehr Nachkommen und besonders mehr weibliche produziert sind, so wird mit Hülfe letzterer die zweite Generation besonders zahlreich ausfallen können. Bei der Production dieser letzteren herrschte aber schon ein Missstand in dem Sexualverhältniss der Erzeuger. Der Überschuss an weiblichen Individuen bewirkt später notwendig eine Mehrgeburt von männlichen Jungen. Tritt also ein andauernder Nahrungsüberfluss ein, so werden zunächst überhaupt mehr Junge und besonders mehr weibliche erzeugt. Sind diese herangewachsen, so kann eine erst recht starke Vermehrung stattfinden. Unter den spätern Generationen aber finden sich wieder relativ viel männliche Individuen, so dass sich bei anhaltendem Überfluss später das Gleichgewicht im Sexualverhältniss wiederherstellt. Die relative Mehrproduction von weiblichen Individuen dauerte mindestens eine volle Generation hindurch. Der Überfluss wurde fortwährend durch starke Vermehrung ausgenutzt, besonders aber während des Heranwachsens der zweiten Generation.

Ich werde jetzt einige von den Thatsachen kurz andeuten, welche beweisen, dass in der That Menschen, Tiere und Pflanzen die erwähnten Eigenschaften besitzen.

a. Beim Menschen.

Beim Menschen sind diese Erscheinungen am interessantesten, daher will ich dieselben zuerst hier erwähnen. Bei vermehrter Nahrungszufuhr, bei Prosperität überhaupt findet nicht nur eine Mehrgeburt von Kindern, sondern speziell eine solche von Mädchen statt. So bewies Ploss, dass der Knabenüberschuss mit den Preisen der Nahrungsmittel steigt. Wappäus sprach sich allerdings hiergegen aus und führte ein Beispiel aus der Statistik Schwedens an. Ich bin aber zu beweisen im Stande, dass dies Beispiel nicht zutreffend ist und dass eine hundertjährige Statistik dieses Landes entschieden für Ploss spricht.

Ferner finden sich unter den Drillingen und Vierlingen relativ mehr Knaben, da diese sich ja gegenseitig in der Ernährung beeinträchtigen. Bei Zwillingen scheint dies erst nach der Ausbildung der Genitalien einzutreten, da sie einen normalen Knabenüberschuss zeigen.

Auch das Alter der Mutter, ferner die Lebensweise, also der Stand der Eltern ist von Einfluss auf die Ernährung des Embryo und damit auch auf das Sexualverhältniss der Kinder. Bei plötzlicher Änderung der Lebensweise geht ein Aussterben stets zusammen mit dem Auftreten eines kolossalen Knabenüberschusses.

Indessen glaube ich, dass es dem Zweck dieses Auszuges mehr entspricht, wenn ich mich nicht weiter auf die Andeutung der Beweise einlasse, auf welche ich mich stützen werde, sondern wenn ich einen theoretischen Einwurf widerlege, den man mir jedenfalls entgegenhalten wird.

Man wird sagen: „Die Behauptung, dass bei schlechterer Ernährung sich ein Knabe und bei besserer ein Mädchen bildet, steht im Widerspruch mit der Thatsache, dass ein Knabe während seines Embryonallebens mehr Nahrung verbraucht als ein Mädchen, da er bekanntlich schwerer ist als letzteres."

Ich glaube nicht zu weit zu gehen, wenn ich sage: Dieser Gedanke ist teleologisch. Die schwächere Ernährung bewirkt auf rein mechanischem Wege die Ausbildung zum männlichen Geschlecht und sie „überlegt" nicht, dass der Knabe den secundären Geschlechtscharacter hat, später rascher zu wachsen und mehr Nahrung zu beanspruchen. Aus der Thatsache aber, dass dies doch der Fall ist, folgt, dass die Knaben, deren Geschlechtsentstehung durch mangelhafte Ernährung verursacht worden ist, sich relativ weniger gut ausbilden können, während bei den Mädchen

das Umgekehrte der Fall ist. Die unbedingte Folge dieser relativ schwächeren Ausbildung ist eine grössere Sterblichkeit. Von den Knaben müssen also während des Embryonallebens mehr zu Grunde gehen als von den Mädchen. Und in der That zeigen die Knaben eine grössere Zahl von Todtgeburten. Als weitere Wirkung der relativ schwächern Ausbildung zeigen sie auch später eine grössere Kindersterblichkeit, während die Mädchen lebenszäher sind.

b. Bei Tieren.

Über den Einfluss der Nahrung auf das Geschlecht von Tieren liegen directe Experimente vor. Landois zog aus Tausenden von ganz jungen Räupchen von Vanessa urticae willkürlich Männchen oder Weibchen, je nachdem er sie schlecht oder gut nährte. Girou beobachtete, dass die weiblichen Nachkommen von Haustieren desto mehr überwiegen, je üppiger die Nahrung ist und je mehr Ruhe die Tiere geniessen. Umgekehrt sah er auch, dass je grösser die Anstrengung und je kärglicher die Nahrung ist, desto mehr männliche Junge geworfen werden.

Auch der Einfluss des absoluten Alters der Mutter ist bei Tieren nachgewiesen worden. Für Pferde ist durch Goehlert und für Schafe durch Morel de Viade gezeigt, dass bei zunehmendem Alter der Mutter eine Mehrgeburt von männlichen Nachkommen eintritt. Auch fand Martegoute, dass die Mutterschafe, welche Schaflämmer geboren hatten, durchschnittlich ein grösseres Gewicht zeigten, als die, welche Bocklämmer geworfen hatten.

Ferner lässt sich nachweisen, dass jeder ungünstige Einfluss des Klimas oder überhaupt unnatürlicher Verhältnisse (z. B. beim Gefangenhalten in Menagerien) die absolute Reproduction der Tiere vermindert und die relative Production von männlichen Nachkommen vermehrt.

Auf weitere Anführung von Thatsachen, sowie auf Widerlegung gegenteiliger Ansichten muss ich hier verzichten.

c. Bei Pflanzen.

Auch für Pflanzen gilt der Satz, dass Nahrungsüberfluss die Ausbildung des weiblichen, Mangel dagegen die des männlichen Geschlechtes begünstigt. Es sei erlaubt die Nützlichkeit dieser Eigenschaft speciell für Pflanzen klarzulegen. Denken wir uns zwei Pflanzen, die eine auf gutem, die andere auf schlechtem Boden.

Nun bildet die erstere besser genährte mehr weibliche Blüten und natürlich später auch mehr Samen. Der Samen aber fällt auf ein Gebiet, dessen Mittelpunkt der Standpunkt der Pflanze selbst ist. Auf diesen oder wenigstens in seine Nähe fällt der Wahrscheinlichkeit nach der grösste Teil des Samens. Er fällt hier also auf guten Boden, die Nachkommenschaft wird gedeihen. — Träte aber der umgekehrte Fall ein, würde die schlechter genährte Pflanze mehr Samen bilden, so müsste dieser grösstenteils zu Grunde gehn; eine so verderbliche Eigenschaft kann die Natur nicht züchten. — Die Pflanze, welche in Folge der Variabilität zuerst diese Eigenschaft erworben hatte, konnte sich auch bei gleich grosser Reproduction stärker fortpflanzen, da ihre Nachkommen einer geringeren Sterblichkeit ausgesesetzt waren. Ihre nützliche Eigenschaft vererbte sie daher auf sehr viele Individuen, d. h. es trat eine natürliche Züchtung derselben ein.

Die bestätigenden Experimente wurden schon von Knight und später von Manz ausgeführt. In neuerer Zeit haben Preussner, Hofmann und besonders Hermann Müller-Lippstadt die schlagendsten Beweise für die Richtigkeit des ausgesprochenen Satzes geliefert.

d. Thelytokie.

Wir hatten gesehen, dass bei Tieren im Überfluss eine Mehrproduction von Weibchen stattfindet. Bei vielen niedern Tieren tritt zur Zeit des grössten Nahrungsüberflusses sogar das äusserste Extrem dieser Erscheinung auf, d. h. es werden nur Weibchen geboren, welche wieder nur Weibchen produzieren, und sofort, solange als der Überfluss vorhanden ist. Bei dieser denkbar stärksten Vermehrung, welche zur Zeit des sommerlichen Überflusses eintritt, fehlen die Männchen überhaupt gänzlich. Jedes Tier gebärt als Weibchen, wenn möglich vivipar, Junge, die wieder weiblich und oft sogar schon bei der Geburt wieder trächtig sind und so fort in kolossaler Vermehrung. Diese kann natürlich nur bei Nahrungsüberfluss nützlich sein und ist auch durch denselben herbeigeführt — vermittelst der Eigenschaft der Tiere sich in der Stärke der Reproduction den Ernährungsverhältnissen anzuschmiegen. Der Überfluss ist also die Bedingung und die Ursache der thelytokischen Parthenogenesis.

Namentlich bei Schmarotzern finden wir die ungeschlechtliche Fortpflanzung. Im Herbst, wo in Folge des Mangels eine so starke

Vermehrung im Interesse der Fortpflanzung nicht erwünscht ist, bemerken wir das Auftreten der Männchen. Sobald alsdann die Fortpflanzung durch geschlechtliche Mischung vermittelt wird, gehören ja schon a priori stets zwei Individuen zur Reproduction; das Erscheinen der Männchen bewirkt also eine Reduction der Vermehrung und diese ist unter solchen Umständen für die Fortpflanzung der Tiere nützlich.

Die thelytokische Parthenogenis, bei der in Folge von Überfluss die Weibchen ohne der Befruchtung zu bedürfen zur Hervorbringung einer möglichst zahlreichen Nachkommenschaft sich parthenogenetisch reproduzieren, unterscheidet sich also gänzlich in Ursache und Wirkung von der arrenotokischen, bei der in Folge des anomalen Ausfalls der Befruchtung bei einem befruchtungsbedürftigen Weibchen, also bei Mangel an Männchen, eben solche, an denen es fehlt, aus den unbefruchteten Eiern hervorgehn.

Die Eigenschaft der Bienen und Wespen sich ungeschlechtlich fortpflanzen zu können, ist eine vorbeugende und dient nur dazu den Mangel an Männchen wieder auszugleichen. Die Thelytokie aber tritt bei jedem sommerlichen Überfluss auf und ist von diesem abhängig. Die Männchen fehlen bei ihnen nicht ausnahmsweise, wie bei den Wespen, trotzdem diese befruchtungsbedürftig sind, sondern sie fehlen, weil sie gänzlich überflüssig sind. Die geschlechtliche Mischung ist unnötig, ja sogar schädlich, weil sie eine nicht so starke Vermehrung gestattet als die Thelytokie.

Es bleibt nun noch ein Bedenken zu beseitigen. Man könnte mir einwenden, dass nach meiner Theorie sich alle Übergänge finden müssten zwischen einer immer stärkeren Production von Weibchen bis zur vollkommenen Herrschaft derselben. Statt dessen findet sich wenigstens bei den meisten Arten ein unmittelbarer Übergang von reiner Parthenogenesis zur geschlechtlichen Fortpflanzung. Und zwar sind beiderlei Weibchen sogar verschieden, indem erstere überhaupt nicht befruchtet werden können.

Um diesen scheinbar sehr gerechtfertigten Einwurf zu erledigen, ist es nötig noch einmal auf das zurükzugreifen, was ich im Anfang dieses Kapitels gesagt habe. Bei Besprechung des Einflusses der Nahrungszufuhr auf das Sexualverhältniss der Nachkommen wurde das Resultat erlangt, dass bei eintretenden Überfluss eine stärkere absolute Reproduction und zugleich eine relativ stärkere von weiblichen Jungen stattfindet. Mit Hülfe letz-

terer tritt dann eine noch grössere Vermehrung ein. Später aber werden in Folge des Weibchenüberschusses wieder mehr männliche Individuen geboren. Das Sexualverhältniss wird also wieder das normale. Von einem immer stärker werdenden Überwiegen des weiblichen Geschlechtes oder gar von einem Übergang zur völligen Alleinherrschaft desselben, davon zeigt sich keine Spur.

Dennoch muss es einen Weg geben, auf dem die Natur zu diesem Extrem des Sexualverhältnisses gelangt. Fragen wir uns, warum bei einem Mangel an Männchen wieder eine Mehrgeburt von männlichen Jungen stattfindet. Der erste Teil meiner Arbeit giebt hierauf die Antwort, dass die stärkere geschlechtliche Beanspruchung der Männchen dies bewirkt. — Giebt es denn kein Mittel, diese trotz factischem Mangel an männlichen Tieren nicht eintreten zu lassen? Gewiss, die ungeschlechtliche Fortpflanzung! Der unvermittelte Übergang zur Parthenogenesis! Sobald nämlich Weibchen geboren werden, deren Eier sich unbefruchtet entwickeln können, kann eine kolossale Vermehrung stattfinden, ohne dass die etwa noch vorhandenen Männchen stärker geschlechtlich beansprucht würden.

Jetzt begreift man auch sofort, warum viele von diesen Jungfernweibchen sogar ihre Befruchtungsfähigkeit eingebüsst haben. Bei einem Weibchen, das diese noch besitzt, kann das Sperma, das bei der geringen Anzahl und starken Beanspruchung der Männchen stark zum männlichen Geschlecht bestimmend sein muss, diese Wirkung noch immer ausüben. Die Tendenz des Samens, das normale Sexualverhältniss wiederherzustellen, kann aber nicht zur Geltung gebracht werden bei einem nicht befruchtungsfähigen Weibchen, welches also, unbeeinflusst von der grossen oder geringen Anzahl der Männchen, Individuen seines eigenen Geschlechts produzieren kann, die sich abermals wieder thelytokisch stark vermehren können und so fort, so lange dies durch das Vorhandensein des Überflusses gestattet ist.

Auf diese Weise kann der Überfluss im Interesse der Vermehrung der Tiere viele Generationen hindurch ausgenützt werden, ohne dass sich, wie ich dies für gonochoristisch sich fortpflanzende Tiere gezeigt habe, in den spätern Generationen das Gleichgewicht im Sexualverhältniss wiederherstellt. —

Eine solche Anpassung an die Parthenogenesis findet aber niemals bei arrenotokischen Weibchen statt. Diese sind befruchtungsfähig und werden auch unter normalen Verhältnissen stets befruchtet. So fand Siebold bei der Zergliederung der jungfräu-

lichen aber eierlegenden Polistesweibchen sowohl die Eierstöcke als auch das Receptaculum in vollkommener Ausbildung.

Ich mache noch darauf aufmerksam, dass bei der Knospung etc. ebenfalls keine Befruchtung der Keime stattfinden kann. Auch hier kann also eine starke Vermehrung stattfinden, ohne dass die Männchen stärker geschlechtlich beansprucht wären und hierdurch das normale Sexualverhältniss wiederherstellen könnten.

Die schönsten Beispiele zu der durch Überfluss herbeigeführten Parthenogenesis liefern uns die Arthropoden. Für Artemia, für viele Cladoceren [1]), für die Aphiden, für Spathegaster und endlich für die Rädertiere ist es experimentell bewiesen worden, dass die Thelytokie mit dem Nahrungsüberfluss eintritt und mit ihm auch wieder verschwindet.

Bei diesen Tieren kann man durch künstliches Eintretenlassen von Überfluss die Thelytokie hervorrufen, durch künstliche Verlängerung desselben kann man diese Fortpflanzungsweise beliebig lang unterhalten, und endlich kann man durch Verschwindenlassen des Überflusses auch die Thelytokie zum Verschwinden und die Männchen zum Erscheinen bringen.

Bei fast allen ungeschlechtliche Fortpflanzung zeigenden Tieren lässt sich jetzt schon beweisen, dass diese stets zur Zeit des höchsten Nahrungsüberflusses eintritt.

Bei Hydra findet dieselbe stets im Frühling und im Sommer statt, sobald aber der herbstliche Mangel eintritt, hört die Knospung auf und es findet geschlechtliche Fortpflanzung statt. Schon oben habe ich erwähnt, wie experimentell die grosse Abhängigkeit derselben von den Ernährungsverhältnissen nachgewiesen ist, wie unmässig stark sie im Überfluss stattfindet, wie sie bei Eintritt des Mangels sofort aufhört, indem sogar die schon vorhandenen Knospen wieder resorbiert werden können.

Findet sich bei einem Tiere ein Wechsel von geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung und zugleich ein Generationswechsel einer freilebenden und einer parasitischen Form, so sind diese Verhältnisse stets derartig verteilt, dass die im Überfluss schwelgenden Schmarotzer sich ungeschlechtlich vermehren, während die freilebende weniger stark ernährte Generation sich geschlechtlich fortpflanzt.

---

[1]) In bezug auf die Experimente von Weismann verweise ich auf eine Bemerkung am Schluss der Arbeit.

Derartige Beispiele liessen sich in Menge anführen, jedoch ist hier nicht der Ort dafür.

Fassen wir die Resultate der Arbeit noch einmal kurz zusammen, so gelangen wir zu folgenden Sätzen:

Alle Eigenschaften der Tiere und Pflanzen, welche Einfluss auf die Geschlechtsausbildung besitzen, sind durch natürliche Züchtung entstanden. Sie sind der Fortpflanzung der Individuen nützlich und bestehen darin, dass unter solchen Verhältnissen das Geschlecht stärker produziert wird, unter welchen eine solche relativ grössere Vermehrung für die Fortpflanzung der Tiere vorteilhaft ist.

Im ersten Teil der Arbeit habe ich gezeigt, wie das Sexualverhältniss mit Hülfe dieser Eigenschaften sich selbst reguliert.

Im zweiten Teil habe ich erläutert, wie unter gewissen Umständen sogar ein anomales Sexualverhältniss für die Fortpflanzung von Nutzen sein kann und in der That auch eintritt. Die hierauf bezüglichen Eigenschaften wurden abgeleitet aus dem Umstande, dass das Weibchen bei der Reproduction den Stoff für den Aufbau des Embryo zu liefern hat. Das Männchen hat eine ganz andere Rolle hierbei übernommen, in Folge deren sich ebenfalls die Geschlechtsausbildung beeinflussende Eigenschafen ausgebildet haben. Da diese aber weniger wichtig sind, so habe ich sie hier noch nicht erwähnt.

III. Schluss.

A. Vorgang der Geschlechtsentstehung.

Zum Schluss sei mir erlaubt die Kernfrage zu erörtern, ob nämlich die geschlechtlichen Unterschiede schon im unbefruchteten Ei ausgeprägt sind oder ob das Geschlecht bei der Befruchtung bestimmt wird oder ob es eine Folge der nachträglichen Einwirkung der Ernährung ist. Wer die vorstehenden Entwickelungen gelesen hat, wird nicht zweifeln, dass alle drei Einwirkungen nach einander stattfinden müssen.

Zunächst wurde bewiesen, dass die Individualität der Mutter von Einfluss auf das Geschlecht ist. Diese gelangt aber zum Ausdruck durch die qualitative Beschaffenheit des Eies, dem also schon vor der Befruchtung die Tendenz inne liegen muss, sich zum einen oder andern Geschlecht auszubilden, z. B. tendieren junge Eier zum weiblichen, ältere dagegen zum männlichen Geschlecht.

Die Thatsachen beweisen ferner, dass die Individualität des Vaters, d. h. die qualitative Beschaffenheit des Sperma eine Wirkung auf die Geschlechtsausbildung ausübt. Durch diese kann bei der Befruchtung die eben erwähnte Tendenz der noch unbefruchteten Eier umgeändert werden. Die in der Persönlichkeit des Vaters und der Mutter liegenden Momente, welche vermittelst der Qualität des Sperma und des Eies bei der Befruchtung zum Ausdruck gelangen, können also in verschiedener Stärke nach der einen oder andern Richtung hin wirken. Sie setzen sich alsdann zu einer Resultierenden zusammen, deren Ausfall dem Ei eine vorläufige Tendenz der Geschlechtsausbildung giebt.

Zur besseren Veranschaulichung möge ein Beispiel dienen. Ein Ei tendiere nach seiner Ablösung in Folge seiner Qualitäten sich zum weiblichen Geschlecht auszubilden. Wird es jetzt noch nicht befruchtet, sondern durchläuft es einen langen Weg, so wird die genannte Tendenz, die sich nach der Jugendlichkeit des Eies bemisst, immer schwächer und es ändern sich seine Eigenschaften schliesslich derart, dass es die erstere Tendenz gänzlich aufgiebt und die entgegengesetzte annimmt, nämlich die ein männliches Individuum zu bilden. Wird dieses Ei nun von Sperma befruchtet, das die Qualitäten (z. B. ein hohes Alter) besitzt, welche ein Ei bei der Befruchtung zum weiblichen Geschlecht bestimmen können, so wird die Tendenz des Eies der des Sperma entgegenwirken und es kommt darauf an, welche die stärkere von beiden ist. Ist dies z. B. die des Samenfadens, so wird das Ei abermals die Tendenz der Geschlechtsausbildung wechseln und sich dem weiblichen Geschlecht gemäss zu entwickeln streben.

Damit ist aber das Geschlecht des Embryo noch nicht definitiv bestimmt. Wir wissen, dass das zeitlich zuletzt eintretende Moment, die Ernährung, noch ihren Einfluss geltend machen kann. Die Beeinflussung der Geschlechtsausbildung durch mütterliche Ernährung dauert beim Menschen drei Monate. Bis dahin findet bei Zwillingen noch keine Nahrungsbeeinträchtigung statt. Bei Drillingen aber stellt sich schon vorher eine erhebliche Concurrenz

um die Nahrung ein und es finden sich daher bei ihnen relativ viel Knaben.

Dass nun wirklich, wie ich behauptet, schon lange vor dem Beginn der definitiven Ausbildung der Geschlechtsorgane der scheinbar hermaphroditische Embryo wenigstens die Tendenz besitzt sich dem einen oder andern Geschlecht gemäss auszubilden, das ist wenigstens für einige Plagiostomen von Semper direct bewiesen worden. Bei diesen sind nämlich in einer so frühen Zeit, in der die Keimdrüsen noch gar keine Differenz zeigen, beide Geschlechter an einem scheinbar secundären Merkmal zu unterscheiden. Beim Weibchen bildet sich nämlich nur ein Ovarium aus und schon sehr frühzeitig zeigen daher die weiblichen Embryonen eine unsymmetrische Entwickelung der beiden Keimfalten. Hieran sind die Geschlechter viel eher zu erkennen als die histologische Untersuchung der Drüsen einen Unterschied ergeben würde.

Zugleich ersieht man aber auch, ein wie grosser Nutzen es für alle Tiere ist, möglichst lange der äussern Gestalt nach hermaphroditisch zu bleiben. Dadurch ist den Embryonen die Möglichkeit gegeben noch sehr spät die Tendenz der Geschlechtsausbildung zu wechseln.

In Folge dessen können also auch noch sehr spät eintretende Umstände ihren Einfluss erfolgreich äussern, was ja sonst unmöglich wäre.

B. Zwitterhafte Bildungen.

Selbst wenn die Genitalien schon angefangen haben sich definitiv dem einen Geschlecht gemäss auszubilden, kann dennoch eine in der Ernährung liegende Ursache, wenn sie stark genug ist, die Ausbildung nach der entgegengesetzten Richtung veranlassen, so dass ein vollkommener oder teilweiser Zwitter entsteht, indem das Individuum Merkmale von beiden Geschlechtern in sich vereint. Eine schlechtere Ernährung kann sich z. B. bei einem weiblichen Embryo geltend machen. Zwar können sich die weiblichen Geschlechtsorgane nicht mehr in die männlichen umwandeln, aber wenigstens ein Stillstand in der Entwickelung derselben wird bewirkt und der Anfang wird gemacht, die männlichen Genitalien auszubilden. Auf diese Weise entsteht ein sog. Zwitter, an dem meistens beide Genitalsysteme unvollständig ausgebildet sind. Jedoch scheint sich das männliche häufiger im funktionsfähigen Zu-

stand zu finden, da es als das bezüglich der Ernährung weniger anspruchsvolle sich leichter ausbilden kann.

Als erläuterndes Beispiel führe ich die Zwitterbildung bei gewissen Cladoceren an. Im sommerlichen Überfluss pflanzen sich dieselben durch thelytokische Parthenogenesis fort, indem ein Weibchen immer wieder Weibchen produziert, die oft bei der Geburt schon wieder schwanger sind, und bald wieder eine Menge Weibchen hervorbringen und so fort in anhaltender Vermehrung. Tritt dann aber der Herbst mit seinem Nahrungsmangel auf, oder erzeugt man letztern auf künstliche Weise, so entsteht das Geschlecht des Mangels. Vor dem Auftreten dieser männlichen Individuen bemerkt man aber zuweilen Zwitterformen mit halb männlicher und halb weiblicher Organisation. Es ist unzweifelhaft, dass diese bei noch herrschendem Überfluss sich zu Weibchen entwickelt hätten. Noch während der Ausbildung der Geschlechtsorgane überraschte sie der Mangel. Das weibliche System blieb rudimentär und das männliche begann sich auszubilden. Hierfür spricht deutlich ihr Auftreten vor dem der Männchen. Für alle folgenden Individuen existirt ja schon der Mangel vom Anfang der Entwickelung an. Ferner zeigt sich auch bei ihnen, dass das an Mangel gewöhnte anspruchslosere männliche Geschlechtssystem einen höhern Grad der Ausbildung hat erreichen können, indem die Hoden oft Samenfäden enthalten. Näher jedoch kann ich hier nicht auf diese so äusserst wichtigen Verhältnisse eingehen.

— Nach alle dem, was ich vorgetragen habe, kann von einer Vererbung des Geschlechtes, von der man früher sprach, überhaupt keine Rede sein. Die Art und Weise, wie sich das eine oder andere Geschlecht ausbildet, wird allerdings vererbt, aber die Entscheidung darüber, welches Geschlecht sich ausbildet, beruht nicht auf Vererbung, sondern wird durch das Zusammenwirken von Ursachen herbeigeführt. Die hierauf bezüglichen Eigenschaften der Organismen sind durch Anpassung an allgemeine oder specielle Lebensverhältnisse erworben. Diese Umstände können teils zu gleicher Zeit teils nach einander auftreten und ihre Ursachen werden sich je nach Stärke und Art in ihrem geschlechtsbestimmendem Einfluss unterstützen oder bekämpfen. Je mehr sich die zuerst wirkenden Momente gegenseitig in ihren Wirkungen aufheben, desto leichter werden die folgenden ihren Einfluss zur Geltung bringen können.

Wird z. B. ein Ei zu der Zeit befruchtet, wo die Tendenz

desselben sich zum weiblichen Geschlecht auszubilden, in Folge des Älterwerdens des Eies in die entgegengesetzte übergeht, wo also das Ei in bezug hierauf so zu sagen „neutral“ ist, so wird die Eigenschaft des Sperma desto leichter seine Wirkung ausüben können.

Endlich, vielleicht nach wiederholter, oft sogar nach zu später Umänderung der Tendenz der geschlechtlichen Ausbildung, ist letztere so weit gediehen, dass keine auch noch so starke Einwirkung dieselbe rückgängig zu machen im Stande wäre und damit ist das Geschlecht des Foetus definitiv entschieden.

C. Schluss.

Die in der vorliegenden Arbeit ausgesprochenen Sätze gelten für alle Organismen im Allgemeinen. Die betreffenden Eigenschaften sind durch Anpassung an die allgemeinen Reproductionsverhältnisse erworben. Nun können aber die Tiere auch in Folge ihrer speciellen Lebensweise Eigenschaften erworben haben, welche die Geschlechtsausbildung beeinflussen. Für solche specielle Eigentümlichkeiten bietet uns die Cyclie der Daphniden ein treffliches Beispiel. Als Beweise dienen mir die ausgezeichneten Experimente von Weismann. Hier kann ich aber nicht näher darauf eingehen.

Leider konnte dieser Auszug nur die wichtigsten Behauptungen enthalten, welche ich zu beweisen im Stande bin. Von den Thatsachen, auf welche ich mich stützen werde, habe ich nur wenige flüchtig andeuten oder zur Erläuterung benutzen können. Hoffentlich werde ich in nicht allzu langer Zeit alles ausführlich veröffentlichen können.

Ich glaube, dass ich grosse Zuversicht zu meiner Theorie haben darf; denn alle angegebenen Momente stimmen mit sämmtlichen mir bekannten und sicher festgestellten Erfahrungen der verschiedensten Beobachter überein; alle bis jetzt bekannten Thatsachen stehen hier in vollkommener Harmonie zu einander und lassen sich alle auf dasselbe einfache Princip von der natürlichen Zuchtwahl nützlicher Eigenschaften zurückführen.

Jena, Ende April 1883.

Beitrag
zur
Kenntniss der Embryonalentwicklung
der
Trematoden.

Von

Hugo Schauinsland.

Mit Tafel XIX—XXI.

So viele und schöne Beobachtungen seit Anfang dieses Jahrhunderts auf dem Gebiete der Entwicklung der Plathelminthen, speciell der Trematoden, auch immer gemacht worden sind, und zu welch' überraschenden Resultaten diese Arbeiten auch geführt haben, es sind doch noch immer Lücken geblieben, die der Ausfüllung bedürfen. Wir wissen durch die Untersuchungen Siebolds, Köllikers, Wagners, Leuckarts und vieler anderer, dass aus dem Distomumembryo sich eine Redie respektive Sporocyste entwickelt, dass diese eine Brut von Cerkarien erzeugt, die durch Metamorphose in ein geschlechtsreifes Distomum den Entwicklungskreislauf beschliesst; einestheils ist diese Entwicklungsreihe aber erst bei sehr wenigen Arten ohne Unterbrechung beobachtet worden, anderntheils blieben auch in den Fällen, wo diese Beobachtung wirklich gelang, dennoch einige wichtige Details dabei im Unklaren.

So ist es z. B. bis jetzt noch immer nicht gelungen die Entwickelungsvorgänge des Trematodenembryo im Ei und die der Cerkarien innerhalb der Redie mit Sicherheit festzustellen, obgleich die letzten Arbeiten und namentlich die jüngste Mittheilung Leuckarts (37) schon viel zur Klärung dieser Frage beigetragen haben.

Durch reichliches Material und durch Anwendung geeigneter Untersuchungsmethoden wurde ich in den Stand gesetzt, bei dem

Studium der Trematodenentwicklung zu einigen Resultaten zu gelangen, die vielleicht wegen der bisher so mangelhaften Kenntnisse über diesen Punkt geeignet sein könnten, einiges Interesse zu erwecken. —

Vor der Darstellung meiner Untersuchungen möge es mir aber noch zunächst gestattet sein, einen kurzen Ueberblick über die Litteratur zu geben, so weit sie von dem Ei und dem sich darin entwickelnden Embryo handelt. Dieselbe ist im Gegensatz zu der Fülle von umfangreichen Arbeiten über Anatomie und andere Entwickelungsabschnitte dieser Würmer relativ klein zu nennen und beschränkt sich häufig nur auf Andeutungen und Vermuthungen, die sich in einer grossen Anzahl von Arbeiten zerstreut vorfinden. Recht eingehend wird nur die Frage nach der Bildungsweise und Bedeutung des Eis behandelt, sodass wir dank diesen Untersuchungen heute hierüber ziemlich vollständig im Klaren sind.

Das mit einer dicken, chitinartigen Hülle versehene und häufig stark dunkel gefärbte Ei war schon zu Anfang dieses Jahrhunderts bekannt; seine Entstehung jedoch war unklar geblieben, weil es trotz der sorgfältigsten Untersuchungen nicht gelungen war die wahre Beschaffenheit der Sexualorgane der Trematoden zu erkennen. Da erklärte 1836 v. Siebold (6) zum ersten Mal, dass die weiblichen Geschlechtsorgane aus zwei von einander ganz verschiedenen Drüsenarten bestehen, den unpaaren „Keimstöcken“ und den paarigen „Dotterstöcken“. Das erste dieser Organe erzeugt die „Keimbläschen“, die Dotterstöcke dagegen, welche früher für Ovarien gehalten wurden, produziren nur Dotter, der dem Dotter anderer Eier entspricht; in ihnen entstehen daher nicht, wie man früher annahm vollständige Eier, sondern diese werden erst durch das Zusammentreten von Dottermaterial und Keimbläschen gebildet. Ein Jahr später formulirte er dieselbe Ansicht noch einmal in Burdachs Physiologie III p. 207 (7), und lange Zeit hindurch hielt man an der Annahme fest, dass das Trematodenei ebenso wie jedes andere aus Keimbläschen und Dotter bestände, nur dass hier diese beiden Bestandtheile in verschiedenen Organen gebildet würden. Siebold war es selbst, der zuerst daran zu zweifeln anfing, dass die Produkte des Keimstockes nur Keimbläschen repräsentiren, denn in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (14) spricht er p. 142 sich schon dahin aus, dass die den Keimstock anfüllenden, runden Zellen die eigentlichen „Eikeime“ sind, in denen der Kern dem Keimbläschen

und das Kernkörperchen dem Keimfleck entspricht. „In Polystomum, Octobothyrum und Diplozoon enthält der Keimstock so grosse Eikeime, dass man sie schon für ausgebildete Eier halten möchte. Es ist hier nämlich zwischen der Zellenwand und den Kernen (Keimbläschen) eine bedeutende Schicht von eiweissartiger Masse enthalten, welche gleichsam den Dotter repräsentirt. In den übrigen Trematoden erscheint diese Schicht der Eikeime oft so unansehnlich, dass sie kaum bemerkt wird“ (p. 142 Anmerk.).

Trotz dieser Angaben herrscht doch noch in der Frage nach der Zusammensetzung des Eis geraume Zeit hindurch eine ziemliche Verwirrung. Thaer z. B. (16) hält noch an der alten Sieboldschen Ansicht fest. Der Keimstock entwickelt nach ihm nur „Keimbläschen“ die sich nach dem Verlassen desselben mit einer durchsichtigen eiweissartigen Schicht überziehen, auf deren Bedeutung er jedoch nicht näher eingeht und es unentschieden lässt, ob diese Schicht dem Dotter anderer Eier entspricht oder nicht.

Aubert (17 und 18) dagegen erklärt von Neuem die Produkte des Keimstockes nicht nur für Keimbläschen, sondern für vollständige Zellen, deren Kern erst das Keimbläschen repräsentirt. Sie sind daher ächte Eier bestehend aus Dotterhaut, Dotter und Keimbläschen. Den Inhalt der Dotterdrüsen nennt er schlechtweg Dottermasse (p. 369) und wagt es nicht zu entscheiden, ob diese Substanz als Bildungsdotter, Nahrungsdotter oder Eiweiss aufzufassen ist.

Pagenstecher (22) spricht bei Gelegenheit einiger Notizen über die Entwicklung von Distomum cygnoides wiederum nur von Keimbläschen. „Sind die Keimbläschen befruchtet (p. 57) und von einer sehr mässigen Menge Dottersubstanz umhüllt, so ist das Ei gebildet“; und J. van Beneden (25) schwankt zwischen den beiden Auffassungen, denn während er sonst der Meinung ist, dass der Keimstock nur Keimbläschen entwickelt, sagt er bei Behandlung der Entwicklung von Udonella caligarum (p. 15): „Der Keimstock . . . . . ist ganz mit Keimbläschen angefüllt. Man könnte sie wegen ihrer Zusammensetzung für vollständige Eier halten.“

Man sieht daraus also wie lange es dauerte, bis man sich über die wahre Beschaffenheit des Trematodeneis klar wurde, und auch dann noch als man bereits sicher erkannt hatte, dass das, was der Keimstock liefert, nicht nur die Bedeutung von Keimbläschen, sondern von wirklichen Eiern hat, um die sich nur die Erzeugnisse des Dotterstockes als Nährmaterial herumlegen,

ohne sich direkt an dem Aufbau des Embryo zu betheiligen, wusste man nicht, wie man die Widersprüche beseitigen sollte, in die sich die alten Beobachter verwickelten, wenn sie als Homologon des Dotters in andern Eiern einmal das den Kern des Keimstockeis umgebende Protoplasma erklärten, ein andermal wieder die Produkte der Dotterstöcke dafürhielten.

Leuckart (27 p. 480) spricht sich dahin aus, dass der Keimstock ebensowenig bei den Trematoden wie bei den andern Thierformen mit Dotterstöcken das ganze Ei liefert, sondern erst gewissermassen das primitive Ei, das — ähnlich wie das Vogelei von dem Eiweiss — von dem Sekret der Dotterstöcke umgeben wird. Trotz dieses Analogons bezeichnet er letztere doch nicht wie Reichert es will als Eiweissdrüsen, sondern nach wie vor als Dotterdrüsen, da ihr Absonderungsprodukt ebensowenig oder vielleicht noch. weniger Eiweiss als Dotter ist.

Ed. van Beneden (28) dagegen versucht diese Frage präcis zu beantworten. Indem er bei der Beurtheilung der „Bildung und Zusammensetzung des Eis“ überhaupt — von den Trematoden ausgeht und deren zusammengesetzte Eier mit den verschiedenartigsten Eiformen vergleicht, gelangt er schliesslich zu dem Resultat, dass die Produkte der Dotterstöcke als ein Homologon der Dotterkörnchen aufzufassen sind, wie sie sich sonst in im Protoplasma sehr vieler Eier suspendirt vorfinden.

Jedoch auch diese Theorie konnte nicht vollständig befriedigen, und heute neigt man sich wohl mehr der Ansicht zu, wie sie z. B. von Gegenbauer und Haller vertreten wird, dass sowohl die in dem Keimstock erzeugten Zellen vollständige Eier darstellen, als auch die sich um diese gruppirenden Derivate der Dotterstöcke als solche von vorneherein zu betrachten sind, welch' letztere jedoch nicht zur Entwicklung gelangen, sondern nur eine ernährende Funktion übernehmen. Eine Bestätigung dieser Annahme wird durch den Vergleich mit der Bildung der Insekten- und einiger Phyllopodeneier geliefert, bei denen man beobachten kann, wie anfänglich ganz gleich entwickelte Eizellen sich später derartig sondern, dass nur einige Eier werden, während die andern sich um diese gruppiren und nur zu ihrer Ernährung verwendet werden. Derselbe Vorgang, der sich hier in dem einen Organ dem „Eierstock“ abspielt, verläuft bei den Trematoden und andern Plathelminthen gesondert in den Keim- und Dotterstöcken, von denen die ersten nur entwicklungsfähige, die andern nur abortive Eier erzeugen.

Zu einem ähnlichen befriedigenden Abschluss konnten die Untersuchungen über die embryonale Entwicklung der Trematoden bis jetzt leider noch nicht gelangen. Die Schwierigkeiten, die sich namentlich den ältern, nicht mit der heutigen Technik ausgerüsteten Beobachtern entgegenstellten, waren anfänglich nicht zu überwinden. Ueberdies war die noch lange Zeit hindurch andauernde Verwechslung des wahren Eis mit einem Keimbläschen der richtigen Beurtheilung der Frage nach den ersten Entwicklungsvorgängen nicht günstig und führte schliesslich zu der auch sonst als Regel hingestellten falschen Ansicht, dass bei der Bildung der ersten Embryonalzellen sich das Keimbläschen allein betheilige.

Am genausten sind wir noch über den ausgebildeten Embryo besonders durch die Untersuchungen von C. Siebold, Wagener, R. Leuckart und anderen unterrichtet, sodass wir jetzt schon eine beträchtliche Anzahl von Trematodenembryonen kennen, wenngleich ihre feinere Organisation erst von den neuen Beobachtern berücksichtigt und erkannt wurde.

Die erste Nachricht über Trematodenembryonen verdanken wir Zeder (1) p. 187. Er sah im Leibe von Amphystoma subalavatum ausgeschlüpfte Embryonen und erfreute sich an ihrem munteren Umherschwimmen, nachdem er sie in Wasser übertragen hatte. Einige Jahrzehnte später beobachtete Mehlis (2 p. 154 und 190) die infusorienartigen, mit einem Flimmerkleid versehenen Embryonen von Distomum hians und Monostomum flavum, und auch Nordmann (4 p. 139) berichtet von ähnlich gebauten Thierchen, die er aus den Eiern mehrerer anderen Trematoden ausschlüpfen sah. Er entdeckte auch zum ersten Mal einen nicht bewimperten Embryo, nämlich den von Dist. rosaceum (wahrscheinlich nur eine Varietät von Dist. tereticolle). All' diese Beobachtungen, so bemerkenswerth sie auch an und für sich sind, waren anfangs nicht sehr zu verwerthen, weil man die Weiterentwicklung der aus den Eiern geschlüpften, den Mutterthieren so ganz unähnlichen Jungen nicht verfolgen konnte. Da erschien im Jahre 1835 die berühmte Arbeit Siebolds über Monostomum mutabile (5). Nach einer kurzen Beschreibung der mit einem Deckel ausgerüsteten und während des Entwicklungsverlaufes beträchtlich an Grösse zunehmenden Eier dieses Trematoden schildert er den schon lange vor dem Ausschlüpfen flimmernden Embryo. Derselbe verlässt bereits im mütterlichen Körper die Eischaale und beherbergt in seinem Innern merkwürdigerweise einen schon voll-

kommen ausgebildeten Wurm, der ganz unabhängig von ihm lebhafte Bewegungen ausführt. Siebold wird durch die Aehnlichkeit in den äussern Formen darauf gebracht diesen „Binnenwurm“ mit den von Bojanus (3 p. 129) in Limnaeus stagnalis entdeckten „königsgelben Würmern“ in Verbindung zu bringen und erörtert dabei die Frage, ob aus dem Binnenwurm sich später unmittelbar ein Monostomum mutabile bilde, oder ob dieser nicht vielmehr erst auf eine ähnliche Weise, wie die königsgelben Würmer die Cerkarien, die jungen Monostomen entwickele. Im letztern Falle wäre dann „das infusorienartige Thierchen vielleicht nur als eine zu einem eigenen Thiere potenzirte und belebte Eihülle zu betrachten, die den einschliessenden Keimstock des jungen Monostomum an einen zu seiner weitern Entwicklung geeigneten Ort tragen soll“ (p. 77). Jedenfalls wurde mit diesen Beobachtungen und Reflexionen zum ersten Mal der Versuch gemacht die Kluft zu überbrücken, die solange zwischen dem infusorienartigen Embryo und dem geschlechtsreifen Distomum bestanden hatte, wenngleich doch noch einige Jahre vergehen mussten, bis der thatsächliche Beweis für Siebolds Annahme geliefert wurde.

Von der Entwicklung des Embryo im Ei selbst bringt diese Arbeit aber sogut wie nichts, und auch die spätern Untersuchungen desselben Forschers enthalten darüber nur wenige Andeutungen.

Bei Monostomum verrucosum z. B. findet Siebold (7 p. 207), dass die anfangs körnige Dottermasse allmählig abnimmt, und dass statt dessen grosse wasserhelle Blasen zum Vorschein kommen, zwischen welchen das sich später ganz verlierende Keimbläschen schwer herauszufinden ist. Dieselben drängen sich stark aneinander und bilden zuletzt einen gemeinschaftlich zusammenhängenden Körper. Der blasige Umriss desselben ebnet sich und lässt bald den Embryo erkennen, der besonders auf Kosten der Dotterkörperchen entstanden zu sein scheint, welche zu dieser Zeit immer seltener geworden sind.

Ziemlich ähnlich spricht er sich auch in seinem Lehrbuch aus (14 p. 155). „Die Entwicklung der Cestoden erfolgt in den Eiern in der Weise, dass sich nach dem Verschwinden des Keimbläschens im Innern der körnigen Dottermasse ohne stattfindende Durchfurchung derselben einzelne grössere und wasserhelle Embryonalzellen ausbilden, welche sich durch Theilung vermehren und verkleinern. Der ganze Haufe dieser Embryonalzellen wächst nach Aussen auf Kosten der Dottermasse und tritt zuletzt ganz an deren Stelle. Ist der Dotter völlig geschwunden, so überzieht

sich die ganze Masse mit einem Epithelium und stellt einen runden oder ovalen Embryo dar." „Die Trematoden entwickeln sich in den Stadien ganz ebenso wie die Cestoden, überziehen sich aber hier meistens mit einem Flimmerepithelium und erhalten am vordern Leibesende einen Mundnapf."

Diese Darstellung unterscheidet sich allerdings in dem einen Punkte wesentlich von der ersten Schilderung, nämlich dadurch, dass er hier erst das „Keimbläschen" verschwinden und dann Embryonalzellen auftreten lässt, während bei Monostomum verrucosum dasselbe noch einige Zeit nach Beginn der Entwicklung sichtbar bleiben soll.

Kölliker (12 p. 99) konstatirt bei Distomum tereticolle ebenfalls das Verschwinden des Keimbläschens, an dessen Stelle die erste Embryonalzelle erscheint, die jedoch wahrscheinlich nicht aus demselben hervorgegangen ist. In derselben bilden sich auf endogenem Wege zwei oder mehrere Tochterzellen, die sich weiter an Zahl vermehren und dabei gleichzeitig kleiner werden, den Dotter durchbrechen, ihn durch ihre fortschreitende Entwicklung allmählig gänzlich aufzehren, um endlich in ihrer Gesammtheit in den Leib des Embryo überzugehen.

Bei Aspidogaster conchicola kann Aubert (17 p. 369) nur beobachten, dass die Stelle, an der das „Eierstocksei" lag, hell bleibt und sich auf Kosten des Dotters ausdehnt. Von dieser Stelle geht die Bildung des flimmerlosen Embryo aus. Obgleich bisweilen eine maulbeerartige Anordnung des „Dotters" bemerkbar ist, so ist es dennoch zweifelhaft, ob eine Furchung stattfindet, oder nicht.

Eine endogene Zellbildung beim Entstehen der ersten Embryonalzellen, wie sie Kölliker beschreibt, findet auch Moulinié (19) bei Distomum lanceolatum. Der Dotter betheiligt sich nicht direkt am Aufbau des Embryo und bildet schliesslich über demselben eine „Polkappe." Die aus dem Ei geschlüpften jungen Thiere entbehren jede Leibeshöhle und entwickeln in ihrem Inneren die Redien. Sie ähneln ausserordentlich den Infusorien und desswegen meint Moulinié (p. 55) müssen vielleicht einige der bis dahin für ächte Infusorien gehaltenen Thiere, namentlich die Opalinen, zu den Trematodenembryonen gezählt werden. Er stützt sich hierbei auf Beobachtungen Steenstrups (10) und Filippis (11). Ersterer wollte nämlich in Anadonta ein Paramaecium gefunden haben, das seine Wimpern verlor und sich in eine Redie verwandelte. Etwas Aehnliches behauptet Filippi bei einem opalinenartigen Wesen in Limnaeus palustris gesehen zu haben.

Auch Pagenstecher's (21 p. 75) Untersuchungen konnten zu Lösung der Frage nach der Entwicklung des Embryo nicht viel beitragen. Nach ihm „verschwindet das „Keimbläschen“ (bei Dist. cygnoides) unter der totalen Zellenbildung in der Masse, während die nicht bei dieser verbrauchten Körnchen noch an den Polen oder einzelnen andern Stellen liegen bleiben. Zuletzt gestaltet sich der Haufen der Embryonalzellen zu einem deutlich kontourirten, mit Wimpern besetzten Embryo, der eine papilläre Vorragung an einem Ende, eine seichte Einbiegung am andern und leichte seitliche Einschnürungen zeigt. Blasse Zellen bilden die Körpersubstanz, in welcher eine halbmondförmige Spalte und eine centrale Wimperbewegung erkannt werden.“ —

Dadurch dass Wagener (22) die Verwandlung der Embryonen von Dist. cygnoides auf den Kiemen von Cyclas nach „Abwerfung ihres Flimmerkleides“ beobachtete, wurde der thatsächliche Beweis für die schon viel früher von Siebold bei Monostomum mutabile ausgesprochene Vermuthung gebracht. Die so entstandenen „Redien“ sieht Wagener in ihrem Inneren aus „Keimballen“ Cerkarien erzeugen, welche, wie schon Steenstrup (10) nachwies, durch Metamorphose wieder zu Distomen werden. Damit ist zum ersten Mal der ganze Entwicklungskreis der merkwürdigen Thiere festgestellt.

Ausser diesen so äusserst wichtigen Untersuchungen theilt er uns noch andere über die Organisation und Entwicklung der Distomenembryonen mit.

Das „Keimbläschen“ verschwindet nicht (p. 28), sondern theilt sich vom Kern anfangend in 2 Partien, von denen jede eine Embryonalzelle darstellt.

Die ausgebildeten Embryonen sind entweder bewimpert oder nicht; letztere erzeugen direkt Cerkarien, erstere sind als Larven aufzufassen, die das Wimperkleid verlieren und Keimschläuche werden. Ein Darm kann fehlen oder vorhanden sein; ebenso ist bei einigen die Existenz eines Schlundkopfes wahrscheinlich, und viele lassen Gefässe mit „seitlichen Flimmerstellen“ erkennen. Bei den bewimperten Formen liegt unter der Flimmerhülle eine strukturlose Haut, die einen Inhalt von unbestimmt begrenzten durchsichtigen Kugeln einschliesst, die sich als gekernte Zellen erweisen. Es sind dieses die Keimballen, aus denen sich später entweder erst Redien oder direkt Cerkarien entwickeln.

Lange nicht soweit gelangt J. van Beneden (25) mit seinen Beobachtungen. Seine Mittheilungen über die Entwicklung der Trematoden im Ei sind nicht sehr verwerthbar.

Das erste, was man bei Udonella (p. 16) nach dem Befruchtungsakt bemerkt, ist das Verschwinden des Keimbläschens. In der Mehrzahl der Eier unterscheidet man unmittelbar nach dem Ablegen keine Spur mehr davon. Die Dotterkugeln organisiren sich darauf, ohne dass man irgend eine Erscheinung von Furchung bemerkt. Der Inhalt hat seine Klarheit verloren, und die Oberfläche erscheint plötzlich in eine Blastodermschicht umgewandelt. — Danach ist ihm offenbar der schon früher bekannte Unterschied zwischen den den Embryo direkt aufbauenden Zellen und den nur ernährenden Dotterkugeln entgangen, denn auch später, wo er einen allgemeinen Ueberblick über die Entwicklung der „cilioparen" Trematoden giebt (p. 211), beschreibt er als erste Entwicklungserscheinungen im Ei eine Modifikation des Dotters. Es findet nämlich (bei Monostomum mutabile) nie eine sichtbare Furchung statt, sondern am „Dotter" vollzieht sich nur eine Art von Elimination, indem er sich an der einen Seite verdichtet, während er an der anderen heller wird, wobei sich eine klare „Flüssigkeit" von ihm absondert, die schliesslich so mächtig wird, dass sie ihn vollkommen einschliesst. Der Embryo ist in dieser Flüssigkeit wie in einem Amniossack aufgehängt und besteht in diesem Alter aus einem „Sack" ohne Oeffnung, der in seinem Innern die ganze Dottermasse einschliesst. Schliesslich gelangt er in den Besitz von Wimpern und schlüpft aus.

Leuckart (27) vertritt in der ersten Auflage seines 1863 begonnenen grossen Parasitenwerkes die Ansicht (p. 486), dass das Keimbläschen nicht verschwindet, sich auch nicht theilt, wie Wagener behauptete, sondern dass in seinem Innern eine grosse Menge heller Zellen entsteht, deren Kerne wahrscheinlich mit den in grosser Anzahl vorhandenen Keimflecken identisch sind. Sie bleiben noch eine kurze Zeit lang im Mutterbläschen eingeschlossen und treten erst nach dessen Zerfliessen heraus, um sofort bedeutend an Grösse zuzunehmen, sodass sie fast das ganze Innere der Eischaale ausfüllen.

Der Eiinhalt verwandelt sich schliesslich in einen Embryonalkörper, dessen Aufbau ohne direkte Theilnahme des Dotters vor sich geht.

Das Parenchym der Embryonen hat zelliges Gewebe und lässt bisweilen noch eine zarte Längsstreifung erkennen. Die centralen Zellen sind von den peripheren verschieden, sodass man eine Marksubstanz und eine Rindenschicht erkennen kann, in der bei bewimperten Formen hie und da ein Längsgefäss mit Cilien liegt.

Darm, Augen und ein Tastwärzchen am vordern Ende des Körpers können vorhanden sein oder auch fehlen.

Leuckart ist übrigens nicht lange darauf davon zurückgekommen eine Bildung von Tochterzellen im Keimbläschen anzunehmen und hat (38 p. 410) sich dafür entschieden, dass die Embryonalentwicklung durch Theilung der Eizellen eingeleitet wird, die zunächst, wie es scheint, an das in unveränderter Form persistirende Keimbläschen anknüpft.

Dass es das Produkt des Keimstockes, die ein vollständiges Ei repräsentirende Keimzelle, und nicht, wie man früher annahm, das „Keimbläschen“ allein sei, welches durch Theilung die ersten Embryonalzellen liefert, wies Ed. van Beneden (28) endgültig nach.

Der Prozess beginnt mit dem Zerfall zunächst des Kernkörperchens, dann des Kerns selbst in 2 Stücke, worauf sich die ganze Zelle theilt. Auf dieselbe Weise vermehren sich nun die daraus entstandenen zwei Embryonalzellen weiter und füllen schliesslich das ganze Ei aus, indem sie dabei den Nahrungsdotter allmählig absorbiren, der sich an der Entwicklung aktiv nicht betheiligt. Meistens umgiebt sich der aus dem Zellconglomerat entstandene Embryo schon im Ei und vor der vollständigen Resorption des Dottermaterials mit einer Flimmerhülle, in der er sich oft ganz unabhängig von ihr bewegen kann. — Van Benedens Untersuchungsresultate bezeichnen eigentlich auch noch heute den Standpunkt unserer Kenntnisse auf diesem Gebiet, denn späteren Beobachtern gelang es nicht viel Neues mehr hinzuzufügen.

Die Arbeiten Zeller's (32—34) und v. Willemoes-Suhm's (30, 31) weichen nur in wenigen unbedeutenden Punkten von van Benedens Ansichten ab und konstatiren alle die Furchung der Eizelle, deren Endresultat eine Morula (Zeller) ist, aus der der Embryo hervorgeht.

Erwähnenswerth wären nur noch die höchst wunderbaren Erscheinungen, die Zeller (34 p. 238) an der sich furchenden Keimzelle bei Polystomum integerrimum beobachtete. Im Dotter derselben tritt nämlich eine Kugel verdichteter Dottermasse auf, die das Keimbläschen eindrückt, sodass es auf dem Querschnitt halbmondförmig aussieht. Dasselbe verschwindet darauf mit sammt dem Keimkörperchen, sodass die jetzt etwas abgeplattete Eizelle ein homogenes, körniges Aussehen erhält; ein etwas später im Centrum aufgetretener Fleck verschwindet ebenfalls wieder, und statt seiner erscheinen an zwei gegenüberliegenden Stellen der Peripherie eine Menge von Kernen mit Kernkörperchen, die sich

allmählig in eine homogene lichte Masse auflösen, welche sich entsprechend der vorigen Lage der Kerne ebenfalls an zwei entgegengesetzten Punkten des Zellenumfanges sammelt. In der Richtung der hierdurch gebildeten Axe streckt sich nun die Eizelle und schliesslich wird von ihr das eine spitzere Ende abgeschnürt, sodass nun 2 Kugeln entstehen, von denen jedoch eine viel kleiner ist wie die Mutterzelle, was auch bei der sich unter denselben Umständen abschnürenden zweiten Tochterzelle der Fall ist. So geht es weiter bis zur Bildung einer Morula, an der man noch lange im Centrum die durch ihre Grösse erkennbare Mutterkugel unterscheiden kann. —

Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels theilt Leuckart (37) viel Interessantes, namentlich über die Organisation und die Weiterentwicklung des Embryo mit. Derselbe ist ziemlich gross, und man kann an ihm einen Kopfabschnitt, sowie einen Vorder- und Hinterleib unterscheiden. Bekleidet ist er von einer Epidermis, die aus einer Lage wenig zahlreicher, platter Zellen besteht, die alle reichlich mit Flimmerhaaren besetzt sind; eine cuticulaartige Grenzschicht liegt zwischen ihr und der eigentlichen Körperwand, in der längs- und querverlaufende Muskeln, wie auch ein Gefässsystem mit Flimmertrichtern zu beobachten sind. Von der Körperwand eingeschlossen befindet sich vorne eine körnige, ziemlich homogene Masse, welche offenbar als Darmrudiment zu betrachten ist, und hinten eine grosse Menge Keimzellen, die wahrscheinlich das Mesoderm repräsentiren. Ausserdem ist das Thier durch einen xförmigen Augenfleck und einen flimmerlosen Zapfen, der als Tastapparat zu fungiren scheint, ausgezeichnet. Nach dem Einwandern in Limnaeus pereger werfen die Würmchen ihre Flimmerhülle ab und werden zu einem Keimschlauch, in dem sich aus den Keimzellen eine neue Generation von Redien entwickelt. Letztere ähneln den Embryonen ausserordentlich, nur sind in ihnen alle Organe mehr individualisirt.

Zur Vervollständigung dieser Litteraturübersicht mögen hier die Untersuchungsresultate über die eigenthümliche Fortpflanzungsweise von Gyrodactylus elegans (Nordmann) Platz finden, eines zu den Polystomeen gehörenden Thieres, das von Nordmann (4 p. 105) zum ersten Mal beobachtet wurde, der jedoch ebenso wie die folgenden Beobachter Creplin (4 p. 84) und Dujardin (13) die in dem Mutterthier eingeschachtelten Jungen übersehen hatte. Dieses merkwürdige und vielbesprochene Thier birgt bekanntlich in seinem Innern nicht nur ein Tochterindivi-

duum, sondern auch bereits Enkel und oft sogar auch einen Urenkel, welch' letzterer sich schon vor dem Verlassen des mütterlichen Körpers in dem Tochterindividuum gebildet hat.

Siebold (15 p. 168) hält den Gyrodactylus für ein geschlechtsloses Thier vergleichbar dem Cerkarienschlauch der Trematoden, weil er eine neue Ammengeneration hervorbringt, ebenso wie aus Redien wieder Redien entstehen können.

G. R. Wagener (24) gelang es jedoch Geschlechtsorgane aufzufinden und die sexuelle Entwicklung des Tochterindividuums nachzuweisen. Trotzdem bleibt es noch unaufgeklärt, auf welche Weise sich Enkel und Urenkel bilden. Wagener hält ihre Entwicklung aus Sporen für unwahrscheinlich und neigt sich mehr der Ansicht zu, dass Theile der Furchungskugeln, aus welchen sich die Tochter entwickelte, übrig bleiben und, ohne eine weitere Befruchtung nöthig zu haben, zum Aufbau des Enkels und später des Urenkels dienen.

Metschnikof (29) meint dagegen, dass Tochter- und Enkelindividuum aus der einen gemeinschaftlichen Masse übereinstimmender Embryonalzellen entstehen.

Trotz all' dieser Arbeiten über die Trematodenentwicklung ist dennoch so manche Frage unbeantwortet gelassen, und namentlich sind die Vorgänge, die sich bis zum Ausschlüpfen des Embryo im Ei abspielen, fast völlig unklar geblieben. Es stellen sich aber auch grade dem Studium der Entwicklungsgeschichte dieser Thiere nicht unbedeutende Schwierigkeiten entgegen, die einerseits aus der ausserordentlich geringen Grösse des Eis und der dunklen Farbe der Eischaale, andererseits aus der Fülle von Nahrungsdotter, der meistens die eigentliche Embryonalzellen verdeckt, dem Beobachter erwachsen.

Wenn es mir gelungen ist einiges Neue, den bis jetzt gewonnenen Resultaten hinzuzufügen, so verdanke ich das wohl meistens einer geeigneten Untersuchungsmethode. Es ist durchaus nothwendig die Eier so zu härten, dass man den Embryo unverletzt durch leisen Druck aus der Schaale herausbringen kann, um ihn färbenden Reagentien unterwerfen zu können. Erst dann, wenn man sich durch das Studium derartiger Präparate orientirt hat, ist es möglich, sich auch an unversehrt in der Eischaale befindlichen Embryonen zurecht zu finden und an ihnen die vorher gewonnenen Resultate zu kontrollieren.

Meine Untersuchungen erstrecken sich über:

Distomum tereticolle,
„ cygnoides,
„ cylindraceum,
„ globiporum,
„ nodulosum,
„ signatum,
„ naja,
„ mentulatum,
Aspidogaster conchicola.

Die genauesten Beobachtungen gelang es mir bei

Distomum tereticolle. Rud.

zu machen.

Literatur. Ueber Entwicklung und über den reifen Embryo bringen Nordmann, Siebold, Kölliker und Wagener (4, 7, 14, 12, 21) einige Notizen, durch die wir aber nur das Eine sicher erfahren, dass der Embryo von einer wimperlosen Membran bekleidet wird, die am Kopf durch einen Kranz von strahligen Falten oder Haken ausgezeichnet ist. Dass Kölliker im Ei nach dem Verschwinden des Keimbläschens und dem Auftreten der ersten Embryonalzelle, in dieser einen Bildung von Tochterzellen auf endogenem Wege gesehen haben will, wurde bereits oben erwähnt.

Ich fand dieses grosse Distomum in den Monaten von Januar bis Juli ziemlich häufig im Oesophagus von Esox lucius, mitunter bis zu zwanzig Exemplaren in einem Individuum und immer strotzend voll von Eiern. Während in den Wintermonaten meistens nur grosse Thiere vorkommen, so fand ich in der Laichzeit des Hechtes neben diesen häufig auch viele ganz kleine, bei denen die Eibildung eben erst begonnen hatte. Diese Zeit, in der der Hecht in die seichtesten Gräben steigt, wird überhaupt wol die geeignetste zur Infektion sein, sowohl des Fisches mit neuen Schmarotzern, als auch der Mollusken mit der jetzt massenhaft ausschlüpfenden Distomenbrut.

Die Eier sind trotz ihrer Kleinheit (sie messen durchschnittlich 0,03 mm in der Länge und 0,01 mm in der Breite) zur näheren Untersuchung sehr geeignet, da ihre von Anfang an ganz durchsichtige Schaale auch späterhin nicht sonderlich gefärbt er-

scheint. Ausserdem bleibt der an und für sich schon in nicht zu grosser Menge anwesende Nahrungsdotter stets an dem einen Eipol gelagert und verdeckt die eigentlichen Embryonalzellen nicht dem Beobachter.

Bei der ausserordentlich grossen Fülle von Eiern hat man nur nöthig das ganze Distomum auf einem Objektträger in einer indifferenten Flüssigkeit (z. B. physiologischer Kochsalzlösung, der man noch etwas Essigsäure hinzufügen kann) zu zerzupfen, um sämmtliche Entwicklungsstufen bis zum fertigen Embryo entweder gleich zu untersuchen oder sie behufs späterer Weiterbehandlung zu härten. Will man nur ausgebildete Embryonen beobachten, so legt man das Distomum in ein Uhrgläschen mit Wasser; innerhalb weniger Stunden hat dann dasselbe eine grosse Menge Eier abgelegt, in denen man schon deutlich den Embryo sich bewegen sieht. —

Das eben gebildete Ei, wie es sich in den obersten Uterusschlingen findet, ist länglich elliptisch und besitzt eine dünne durchsichtige Schaale, an der man schon den später immer deutlicher werdenden Deckel abgegrenzt findet. Ausserdem ist es noch von einer ziemlich dicken, gallertartigen Masse umgeben, (Taf. XIX, Fig. 1) (wie sie auch Wagener (21) abbildet) die später bei zunehmender Reife des Eis aber mehr oder weniger rückgebildet wird.

An dem durch den Deckel gekennzeichneten Eipol, wo später das vordere Leibesende des jungen Thieres zu liegen kommt, befindet sich die Eizelle. Ihre Lage ist mithin umgekehrt, wie bei Polystomum integerrimum, in dessen Eiern Zeller (34) sie grade am entgegengesetzten Pol auffand.

Der übrige Eiraum wird durch den Nahrungsdotter ausgefüllt, der in diesem frühern Stadium noch häufig Kerne zeigt und sich erst später so verändert, dass man seinen Ursprung aus Zellen nicht mehr konstatiren kann.

Durch meine eigenen Untersuchungen kann ich die Angaben früherer Beobachter bestätigen, dass es einzig und allein die Eizelle ist, die durch ihre Theilung sämmtliche Embryonalzellen liefert, bei welchem Prozess der Dotter allmählich absorbirt wird. —

Die Eizelle besitzt einen grossen Kern mit Kernkörperchen und ist anfangs völlig kugelförmig (Taf. XIX, Fig. 1 und Fig. 2); bald jedoch verändert sich ihre Gestalt derart, dass sie sich in der Richtung der Längsaxe des Eis in die Länge streckt. Kurz darauf zerfällt sie in 2 Zellen (Taf. XIX, Fig. 3—5).

Veränderungen, die der Kern hierbei erleidet, habe ich leider nicht genau beobachten können, woran sowohl die Kleinheit der

Objekte schuld war, als auch der Umstand, dass in diesen frühen Stadien die Härtung nie so gut gelang, um den Eiinhalt zum Zweck der Färbung unverletzt aus der Schaale herauslösen zu können; desshalb suchte ich mir durch verschiedene Härtungen (1—2 % Osmiumsäure, Langsche Sublimatflüssigkeit oder Picrinschwefelsäure) zu helfen; durch dieselben kamen Präparate zu Stande, die sich gegenseitig ergänzten. Eine lange Einwirkung starker alkoholischer Lösung von Bismarkbraun erzeugte bisweilen auch durch die Eischaale hindurch, die sich sonst fast allen Farbstoffen gegenüber als undurchlässig erwies, eine Färbung des Kerns, ohne aber feinere Details (karyokinetische Figuren) erkennen zu lassen. Nur das eine wurde dabei klar, dass nämlich die Theilung des Kerns der des Protoplasmas häufig weit vorauseilt. Oft fand ich Zellen mit 2 deutlichen Kernen und trotzdem war noch keine Spur von einer Furche im Protoplasma bemerkbar (Taf. XIX, Fig. 4). Die Annahme, dass dieses ein pathologischer Zustand ist, scheint mir durch die Häufigkeit des Vorkommens ausgeschlossen zu sein.

Die beiden aus der Theilung resultirenden Zellen sind meistens in der Längsaxe des Eis dicht neben einander gelagert (Taf. XIX, Fig. 5, 6, 8); es kommen aber nicht selten Fälle vor, in denen sie irgend eine beliebige andere Lage zu einander haben (Taf. XIX, Fig. 7). Bisweilen sind sie von gleicher Grösse, in der Mehrzahl der Fälle ist die eine aber grösser wie die andere (Taf. XIX, Fig. 5, 6, 7, 8, 13); und zwar ist es bald die dicht am Pol gelegene, bald die davon mehr entfernte.

Die nächsten Furchungsstadien zeigen dieselbe Unregelmässigkeit, die sich schon gleich beim Anfang bemerkbar gemacht hat. Es treten zunächst 3 Kugeln auf, die sich entweder wieder in einer Reihe befinden (Taf. XIX, Fig. 11 u. 12), oder von denen auch eine auf den beiden andern liegen kann (Taf. XIX, Fig. 9 u. 10). Ebenso zeigen sie in der Grösse Verschiedenheiten, die bisweilen recht bedeutend sein können (Taf. XIX, Fig. 9). Die Ursache hievon kann wol nur in der mehr oder weniger lebhaften Ernährung der einzelnen Zellen durch den Nahrungsdotter gefunden werden. Denn so verschieden sie auch in ihren Grössenverhältnissen sein mögen, so ist es mir trotzdem nicht möglich gewesen nachzuweisen, dass bei der spätern Entwicklung eine von ihnen eine von den andern abweichende Rolle übernimmt.

Es kommen nun 4, 5, 6, 7 und überhaupt jede beliebige Anzahl häufig wieder sehr verschieden grosser Furchungselemente zur

Beobachtung (Fig. 14—22), der jedoch bald ein Ziel durch die immer mehr abnehmende Grösse und das Uebereinanderlagern der einzelnen Zellen gesetzt wird. Die Schwierigkeit die Anzahl bei einer grösseren Menge genau zu bestimmen wird noch dadurch vergrössert, dass die Zellgrenzen selbst nach dem Einwirken von Reagentien ausserordentlich undeutlich sind, sodass das Ganze oft eher den Eindruck einer einzigen grossen vielkernigen Zelle hervorruft als den eines Conglomerates von gesondert neben einander liegenden Furchungskugeln (Taf. XIX, Fig. 22). Etwas Aehnliches beschreibt übrigens auch schon Salensky (41) bei der Entwicklung von Amphilina, wo die Furchungszellen innigst mit einander zusammenhängen, indem sie sich alle in einer hellen Substanz eingebettet vorfinden.

Es scheinen dabei jedoch individuelle Unterschiede vorzukommen, die vielleicht durch rascheres und langsameres Wachsthum erklärbar sind; denn bei den Eiern einiger dieser Distomeen waren die Zellen ganz klar von einander gesondert (Taf. XIX, Fig. 13—16), während es bei der Mehrzahl nicht der Fall war.

Fig. 22 auf Tafel XIX zeigt ein solches Ei nach Osmiumhärtung und Färbung mit Pikrokarmin, bei dem es ganz unmöglich war die einzelnen Zellen von einander zu unterscheiden; ihre Zahl war nur durch die gefärbten grossen Kerne zu bestimmen.

An solchen Präparaten dieser Stadien fand ich nicht selten neben den Kernen noch einige kleine durch Karmin äusserst intensiv gefärbte Punkte, deren Bedeutung mir nicht klar geworden ist (Taf XIX, Fig. 22 *x*).

In all den späteren Furchungsstadien unterscheidet sich eine Zelle immer deutlich von allen übrigen dadurch, dass sie am Scheitel des länglichen Embryonalzellenhaufens gelagert bleibt und sich etwas mehr von den andern abhebt (Taf. XIX, Fig. 23, 26, 27). Je kleiner die Furchungskugeln werden, desto mehr verliert sie ihre kugelförmige Gestalt und beginnt die obersten Zellen wie eine Art Kapuze zu bedecken (Taf. XIX, Fig. 27).

In einem noch ziemlich frühen Stadium theilt sie sich in zwei, welche dem übrigen Zellhaufen kalottenförmig aufsitzen und ihn allmählich umwachsen, wobei sich ihre Ränder zu einer äusserst dünnen Membran ausziehen (Taf. XIX, Fig. 24 u. 28). An frischen Eiern und selbst an solchen, die so gut gehärtet sind, dass keine Schrumpfung eingetreten ist, macht es Schwierigkeiten diesen Vorgang zu beobachten; im ersteren Falle sieht man meistens nur die Kerne der beiden kalottenförmigen Zellen und auch im letzteren

legt sich die Membran so dicht an die von ihr umwachsenen Zellen an, dass es unmöglich ist ihrer ansichtig zu werden. Auch die später in ihr auftretenden neuen Kerne kann man selbst an gefärbten Präparaten nur mit Mühe als zu ihr gehörig erkennen (Taf. XIX, Fig. 25, 29, 30, 31). An Eiern jedoch, die vor der Behandlung mit Osmiumsäure erst für eine kurze Zeit in 0,2 % Essigsäure gelegt waren, oder deren Härtung mit Picrinschwefelsäure bewirkt wurde, kann man die einzelnen Stadien des Umwachsungsprozesses der Membran äusserst deutlich zur Anschauung bringen, da sich durch Schrumpfung der Haufen der übrigen Zellen von ihr abgelöst hat (Taf XIX, Fig. 33—36).

Anfangs wird diese Membran, die übrigens weiter keinen Antheil an der Bildung des Embryo nimmt, und die ich „Hüllmembran" nennen möchte, von den beiden „kalottenförmigen" Zellen allein zusammengesetzt (Taf. XIX, Fig. 24, 28, 33). Zunächst umhüllt sie nur die Embryonalzellen und reicht bis zur Grenze des Nahrungsdotters (Taf. XIX, Fig. 33). Wird letzterer immer mehr und mehr absorbirt, und vergrössert sich dabei der Haufen der Bildungszellen, so reichen die zwei Zellen nicht mehr aus. Es erscheinen dann noch mehrere andere platte Zellen (Taf. XIX, Fig. 29 und Fig. 34), die nicht selten ebenfalls paarweise zusammengelagert sind wie die beiden ersten, aus deren Theilung sie offenbar hervorgegangen sind. Jetzt wird auch allmählig der Nahrungsdotter umwachsen; doch steckt ein Theil desselben anfangs noch wie ein Pfropf aus der Hüllenmembran heraus (Taf. XIX, Fig. 33 u. 34), die erst später den Umwachsungsprozess vollendet und den ganzen Eiinhalt einschliesst. Sobald dieses erfolgt ist, tritt an dem hinteren Eipol ebenso wie anfangs an dem vordern eine kapuzenförmige Zelle auf (Taf. XIX, Fig. 25 und 35), die sich meisthin bald theilt. In diesem Falle gewahrt man dann auch hier zwei kalottenförmige Zellen, wie sie schon früher am vordern Pol sichtbar waren (Taf. XIX, Fig. 31, 36, 40, 43), doch scheint deren Auftreten nicht konstant zu sein, denn bisweilen bemerkte ich statt ihrer zwei nur eine (Taf. XIX, Fig. 35, 37, 39, 41), die sogar nicht genau am Pol des Eis gelagert zu sein braucht, sondern auch etwas entfernt von ihm ihren Platz haben kann (Taf. XIX, Fig. 30).

Die Hüllmembran ist übrigens offenbar schon von ältern Beobachtern gesehen worden, wenngleich sie darüber nur kurze Notizen bringen.

Nordmann (4) erwähnt eine ähnliche Membran bei seinem Distomum rosaceum und bei Distomum perlatum; sie war von der

äussern Schaale so picht umschlossen, dass er sie kaum bemerken konnte. Eine Angabe Creplin's in Ersch's und Gruber's Encyklopädie Bd. XXIX p. 323 (8) bezieht sich ohne Frage auf sie. „Innerhalb der äussern Schaale, heisst es a. a. O., beobachtete ich bei den Eiern des Dist. globiporum noch eine zweite, ungefärbte, sehr zarte Hülle, welche ringsum durch einen kleinen Zwischenraum von der Schaale abstand. Ich sah einmal ein Ei dieses Distomum von der letztern, welche durch eine Spalte geöffnet daneben lag, befreit und seinen Inhalt nur allein von jener zarten Membran umschlossen, in einem Tropfen Wasser liegen."

Ob Wedl (20) in seiner Arbeit „Zur Ovologie und Embryologie der Helminthen", wo er pag. 401 von Dist. signatum spricht, mit der Bemerkung „Die Eihülle besteht aus einer glashellen, strukturlosen Membran, die sich leicht in Falten legt", die äussere Eischaale oder meine Hüllmembran meint, vermag ich nicht zu entscheiden.

J. van Beneden (25) bildet in seinen „Memoires sur les vers intestinaux" auf Tab. XII, Fig. 14 bei Monostomum mutabile eine den Embryo innerhalb der Eischaale einhüllende Membran ab, wenn anders ich die Zeichnung richtig deute.

„Ausser der Schaale glauben „Leblanc und Faivre" (bei Dist. hepaticum) noch eine sehr zarte, dem Dotter anliegende, innere Eihaut erkannt zu haben; doch lässt die Beschaffenheit der Dotterelemente die Annahme zu, dass diese innere Haut die Cuticula des bereits entwickelten Embryo gewesen sei", schreibt Leuckart (26) in seinen „Berichten über die Leistungen etc. 1862." Nach meiner Meinung ist die innere „Eihaut" Leblanc's und Faivre's auch nichts weiter als die von mir gefundene Membran gewesen. — Jedenfalls wurde auf all' diese Beobachtungen zu wenig Rücksicht genommen, denn in neuerer Zeit sind sie vollkommen in Vergessenheit gerathen.

Während der Bildung der Hüllmembran ist nun der Furchungsprozess inzwischen immer weiter vorgeschritten. Die Furchungszellen sind kleiner geworden und haben eine solide Masse gebildet, die den Nahrungsdotter mehr und mehr zurückdrängt, bis schliesslich das ganze Ei von ihr erfüllt wird. Nur wenige Reste des Deutoplasmas sind übrig geblieben und bestehen aus kleinen, stark lichtbrechenden, durch Osmium sich schwärzenden Kügelchen, die in einer homogenen, offenbar leicht flüssigen Masse suspendirt erscheinen. Sie gruppiren sich jetzt hauptsächlich an den beiden Eipolen, befinden sich aber auch in einer dünnen, leicht überseh-

baren Schicht zwischen der Hüllmembran und dem Haufen der Embryonalzellen. Zu dieser Zeit besteht der Inhalt des Eis also hauptsächlich aus einer soliden, ein Rotationsellipsoid darstellenden Masse, die aus kleinen, gleichartigen, mit Kern und Kernkörperchen versehenen Zellen gebildet wird. Letztere sind meistens kugelig, können aber durch gegenseitigen Druck nnd besonders nach Härtung auch eine polyedrische Gestalt annehmen; ihre Grenzen sind nach wie vor sehr undeutlich. Um das Ganze herum zieht sich die vollkommen geschlossene Hüllmembran, die gleichzeitig auch die wenigen Nahrungsdotterreste einschliesst (Taf. XIX, Fig. 25, 31, 36).

Jetzt tritt die Entwicklung in eine neue Phase, die durch das Auftreten von Ento- und Ektoblast charakterisirt ist. Es differenzirt sich nämlich an dem bis dahin vollkommen homogenen Embryonalzellenhaufen eine Lage weniger, platter Zellen, die die ganze Oberfläche in einer einzigen, dünnen Schicht überziehn. Ueber die Art und Weise ihrer Entstehung gelang es mir nicht ins Klare zu kommen. Wahrscheinlich verdanken sie ebenso wie die Hüllmembran einem epibolischen Vorgang ihren Ursprung. Ebenso vermag ich ihre Zahl nicht mit Sicherheit anzugeben; auf dem optischen Querschnitt zählte ich aber jedenfalls 6 bis 8.

Durch das Auftreten dieser Zellschicht zerfällt das vorher ganz gleichartige, von der Embryonalhülle eingeschlossene Zellmaterial in zwei deutlich von einander getrennte Theile, ein einschichtiges Ektoblast und ein vorläufig völlig solides Entoblast. Anfangs sind vom Ektoblast nur sich intensiv färbende, platte Kerne an der Peripherie des Zellhaufens sichtbar (Taf. XIX, Fig. 37); später jedoch kann man auch die einzelnen Zellkörper deutlich erkennen (Taf. XIX, Fig. 38).

Schliesslich entsteht aus diesen platten Ektoblastzellen eine cuticulaartige Membran, in der die Kerne recht regelmässig angeordnet sind, während man die Grenzen der Zellen nur noch in sehr günstigen Fällen bemerken kann (Taf. XIX, Fig. 40, 41, 45). Bei einer genügenden Anzahl von Präparaten kann man leicht verfolgen, wie sich aus den einzelnen Zellen allmählig diese ziemlich dicke Membran entwickelt (Taf. XIX, Fig. 37—41).

Während die Kerne in den meisten Ektoblastzellen frühzeitig schwinden, erhalten sie sich in acht längere Zeit; von jenen acht bedecken vier symmetrisch am oberen, durch den Besitz des Deckels ausgezeichneten Eipol das Entoblast, die andern vier sind ebenso regelmässig ungefähr an der Grenze des 2ten und 3ten Drittels des

Embryos gelagert (Taf. XIX, Fig. 42). Die Kerne vier der obern am Kopfende des Embryo gruppirten Zellen liegen anfangs dicht beisammen um den Pol der Eiaxe herum (Taf. XIX, Fig. 39 und 40); später rücken sie etwas kaudalwärts hinab, und prominiren zu der Zeit, in der die übrigen Kerne schon verschwunden sind, etwas über die Körperoberfläche des Embryos (Taf. XIX, Fig. 42). Bald bemerkt man dann auf den zu ihnen gehörenden Zellen eine feine Strichelung (Taf. XIX, Fig. 43), von der man später erkennen kann, dass sie von ziemlich derben Chitinborsten herrührt. Darauf verlieren auch diese Zellen ihre Kerne, und nachdem die anfangs wulstartig aufgeworfenen Ränder (Taf. XIX, Fig. 43) verstrichen sind, verwandeln sie sich in vier mit Borsten besetzte Platten, die sich wenig von der den Embryo überziehenden Cuticula abheben.

Die vier weiter nach unten gelegenen Zellen haben unterdessen so ziemlich dieselben Veränderungen erfahren. Ihre Lage blieb zwar unverändert, aber auch sie erheben sich zuerst etwas über die Körperoberfläche und werden ebenfalls nach Verlust der Kerne zu vier Borstenplatten, die sich von den andern nur durch ihre geringere Grösse unterscheiden; während die grossen jedoch den obern Theil des Embryos vollständig umgeben, indem ihre Ränder dicht aneinander stossen, bleiben sie durch ein Stück der Cuticula von einander getrennt.

Am Entoblast haben sich inzwischen einige Zellen regelmässig angeordnet (Taf. XIX, Fig. 44, 45) und einen Darmsack gebildet, der in das Innere des Körpers etwa bis zur halben Länge desselben hineinragt (Taf. XIX, Fig. 46). Sein Lumen ist von einer körnigen Masse erfüllt. Das vordere Ende bildet einen Rüssel, der, so lange das Thier sich noch im Ei befindet, nach Innen eingestülpt ist. — Von den übrigen Entoblastzellen legt sich ein Theil dicht an die Innenseite der Cuticula an und unterscheidet sich von den andern durch ihre platte Form und regelmässige Anordnung. Von ihnen eingeschlossen befinden sich eine Menge kugliger Zellen, welche die Gestalt und Beschaffenheit der ursprünglichen Embryonalzellen bewahrt haben; sie sind offenbar nur Furchungselemente, die nicht zum Aufbau des Embryos verwendet wurden und den Zweck haben als „Keimzellen“ eine neue Generation zu erzeugen.

Das junge Thier bewegt sich in diesem Stadium schon recht energisch in der Eischaale. Ein leiser Druck auf das Deckgläschen genügt, um es nach dem Aufspringen des Schaalendeckels und dem Zerreissen der Hüllmembran in Freiheit zu setzen. Letztere bleibt nach dem Ausschlüpfen meistens im Ei zurück; jedoch

kommt es bisweilen auch vor, dass sie dem Embryo sackartig am hinteren Leibesende hängen bleibt, noch einige unverbrauchte Dotterreste einschliessend (Taf. XIX, Fig. 47). Während des Entwicklungsprozesses hat sie ihren zelligen Charakter immer mehr und mehr verloren und stellt jetzt zum Schluss meistens nur noch eine ganz dünne glashelle Membran dar, in der man nur mit Hülfe von Tinktionen Kernreste entdecken kann. Mitunter jedoch ist diese Degeneration nicht soweit vorgeschritten, und es gelingt noch mit Leichtigkeit der kalottenförmigen Zellen ansichtig zu werden.

Um sich grosse Quantitäten junger Embryonen zu beschaffen, braucht man nur eine Menge reifer Eier in reines Wasser zu bringen, und bei genügender Vorsicht, dass dasselbe staubfrei und unverdorben bleibe, schlüpfen aus ihnen nach längerer oder kürzerer Zeit die jungen Thiere heraus. Ich habe dabei die Beobachtung gemacht, dass man diesen Prozess bedeutend beschleunigen kann, wenn man die Eier nicht in reines Wasser, sondern in $\frac{1}{2}$ % Kochsalzlösung bringt; während sonst Tage darüber vergehen, so verlassen in diesem Falle die jungen Thiere schon nach $\frac{1}{4}$ bis höchstens $\frac{1}{2}$ Stunde das Ei, kriechen lebhaft umher und sind häufig noch nach 1 Tage am Leben, ein Zeichen, dass ihnen diese Frühgeburt gar nichts geschadet hat und, dass sie vollständig lebenskräftig waren.

Die ausgeschlüpften Jungen kriechen ziemlich lebhaft umher, wobei sie ihren herausgestülpten Rüssel sowohl als Tastorgan als auch ganz besonders zum Festsaugen benutzen. Sie zeigen dabei die mannigfaltigsten Formveränderungen (Taf. XIX, Fig. 47 bis 51, Taf. XX, Fig. 1 bis 8); bald strecken sie sich so in die Länge, dass diese um das 6- bis 8fache die Breite übertrifft, bald ziehen sie sich wieder derartig zusammen, dass sie eine birn- oder kugelförmige Gestalt annehmen, und der Darm durch den übrigen Körperinhalt zusammengepresst sich vollständig der Wahrnehmung entzieht. Oft wird dabei nicht nur der Rüssel, sondern auch die 4 Borstenplatten nach Innen eingezogen; letztere bilden dann eine Art Trichter, der von den hervorstehenden Borsten umkränzt wird (Taf. XIX, Fig. 48, 50, 51).

Unterwirft man einen reifen Embryo, den man ja jetzt bequem mit den verschiedensten Agentien behandeln kann, von Neuem einer Untersuchung, so findet man so ziemlich alles das wieder, was schon im Ei beobachtet werden konnte. Die Körperbedeckung wird durch die Cuticula, deren Bildung oben beschrieben wurde, und die 8 Borstenplatten gebildet, die mit jener jedoch so ver-

schmolzen sind, dass man ihre Entstehung aus einzelnen Zellen nicht mehr errathen kann, sondern sie nur für besondere, durch den Besitz von Chitinborsten ausgezeichnete Partien der Cuticula halten würde. Wagener (21 p. 101, Taf. XX) giebt auch schon eine ziemlich gute Abbildung der 4 den Kopftheil umsäumenden Platten, ist aber noch im Unklaren, ob diese Stelle der Cuticula im Besitz von „Stäbchen und Stacheln“ wie bei den „Echinorhynchenembryonen“, oder nur von Falten ist.

Sehr deutlich kann man sich übrigens die Platten zur Anschauung bringen, wenn man das Thier mit einer indifferent färbenden Flüssigkeit tingirt (Taf. XX, Fig. 7). (Indulin gab z. B. gute Resultate). — Von innerer Organisation haben die Thierchen einen Darm; der Zugang zu diesem wird durch einen Rüssel vermittelt, in dem man an gelungenen Präparaten sehr klar einen ziemlich grossen Schlundkopf vorfindet (Taf. XIX, Fig. 49, 53, Taf. XX, Fig. 3). Der Leibesinhalt besteht anscheinend aus einer grossen Menge ganz gleichartiger kugeliger Zellen; bei näherer Untersuchung findet man jedoch, dass sich von diesen eine Anzahl auszeichnet, die, wie schon oben bemerkt, mehr plattgedrückt sind und der Innenseite der Cuticula aufliegen. Trotzdem sie im scheinbaren Zusammenhang mit dieser stehen, ist dennoch die Möglichkeit ihrer Abstammung aus dem Ektoblast völlig auszuschliessen; sie sind rein entodermaler Herkunft. Ist das Thier ruhig und weder zu sehr kontrahirt noch übermässig in die Länge gestreckt, so bilden jene Zellen ein förmliches Epithel, so dass man in die Versuchung kommen könnte den Embryonen eine ächte, mit Epithel ausgekleidete Leibeshöhle zu vindiziren. Bewegt sich das Thier, so werden diese Zellen in alle nur möglichen Lagen zu einander gebracht; bald sind sie durch einen weiten Zwischenraum von einander getrennt und lassen grosse Stücke an der Innenseite der Cuticula unbedeckt, bald sind sie wieder dicht an einander gepresst, liegen jedoch stets der Cuticula von innen fest an.

Zwischen Darm und Leibeswand liegen die kugeligen Zellen von embryonalen Charakter so lose neben einander, dass sie bei jeder Gestaltsveränderung des Thieres ihre Lage ändern; einmal füllen sie das Innere ganz gleichmässig aus (Taf. XIX, Fig. 48, 49, 50, 51, Taf. XX, Fig. 8), ein andermal ist ihre Hauptmenge in das hintere Leibesende hinein gepresst, um sich dann wieder ganz nach vorne, selbst zwischen Darm- und Körperwand zu schieben. Mitunter zieht sich der Embryo so zusammen, dass

die Keimzellen völlig in zwei gesonderte Haufen getrennt werden (Taf. XX, Fig. 4—5).

Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass die ektodermale Cuticula fast immer, namentlich aber an stark kontrahirten Stellen, in Falten gelegt ist, die sehr gleichmässig ringförmig um den Embryo herumlaufen. Anfangs war ich geneigt, dieselben für periphere Ringmuskeln zu deuten, besonders weil Leuckart (37) bei Dist. hepaticum deren Anwesenheit nachgewiesen hat; da ich aber niemals eine wirkliche Fibrille zu Gesicht bekommen habe, so kann ich sie nur für Einschnürungen halten, die das Ektoderm bei Kontraktionen erleidet.

Dagegen war es an frischen Thieren leicht, zwei flimmernde Stellen aufzufinden, die offenbar mit den von Leuckart (37. p. 93) bei der Larve des Leberegels beschriebenen „Flimmertrichtern“ zusammenzustellen sind. Obgleich es mir nicht gelungen ist die Gestalt des „Trichters“ selbst deutlich zu sehen, so habe ich doch mit Sicherheit feststellen können, dass die Flimmerbewegung nur von *einer* Cilie hervorgerufen wird, und genau dasselbe Bild eines züngelnden Flämmchens hervorruft, wie man es so leicht in den Flimmertrichtern der Cestoden beobachten kann; es ist daher wohl zweifellos, dass auch die Trematodenlarven in dem Besitz solcher Flimmertrichter sind, wie sie zuerst von *Fraipont* und *Pintner* geschildert sind. Uebrigens hat schon *Wagener* (21) bei Dist. cygnoides und Dist. nodulosum Gefässe mit „seitlichen Flimmerstellen“ beobachtet. —

Was weiter aus der Larve wird, bin ich nicht im Stande anzugeben. *Wagener* (23) meint, dass aus ihm der Keimschlauch von Dist. duplicatum entstände. Ich selbst gab mehrere Male eine Menge reifer Eier einigen Exemplaren von Limnaeus palustris und L. stagnalis zu fressen und fand im Darm derselben merkwürdiger Weise noch nach 24 bis 36 Stunden ausgeschlüpfte Embryonen lebhaft herumkriechen. Einmal glaubte ich sogar, einige derselben im Parenchym der Schnecke zu sehen, nachdem sie die Darmwand durchbohrt hatten. Diese Beobachtung ist aber nicht so sicher, dass ich daraus einen Schluss ziehen könnte. Jedoch kann ich die Ansicht nicht unterdrücken, dass die Eier von Dist. tereticolle *vielleicht* dazu bestimmt seien, in normalen Verhältnissen erst, nachdem sie von einem Thier verschluckt sind, in dem Darm desselben auszukriechen. Dafür spricht einerseits das Verhalten im Darm der Limnaeen, andrerseits auch der Umstand, dass sie in ½ % Kochsalzlösung (die wir doch mei-

stens dann anwenden, wenn wir thierische Gebilde in ähnliche Verhältnisse bringen wollen, wie sie ihnen der Aufenthalt im lebenden Thierkörper gewährt) viel rascher und sicherer auskommen.

Ich könnte es mir auch sonst nicht recht erklären, wie diese zarten, bald vergänglichen Würmchen, zumal sie nicht einmal mit passenden Bewegungsorganen ausgerüstet sind, selbst den Weg in einen für sie geeigneten Wirth finden sollten, und zwar in so grosser Anzahl, wie es das häufige Vorkommen von Dist. tereticolle voraussetzt.

Distomum cygnoides. (Zed.)

Dieses Distomum fand ich nur ziemlich vereinzelt in der Harnblase von Rana esculenta, obgleich es sonst in diesem Frosch in reichlicher Anzahl vorkommen soll. Das grösste Material für meine Untersuchungen lieferte mir jedoch ein noch ziemlich junges und kleines Individuum von Rana temporaria, in dessen Harnblase ich nicht weniger wie 28 meistens beträchtlich grosse Exemplare dieser Helminthen vorfand. Meines Wissens ist bis jetzt ein so massenhaftes Vorkommen in dieser Froschspecies noch nicht beobachtet worden.

Litteratur. Durch v. Siebold (7), Pagenstecher (22), Wagener (21) und J. van Beneden (25) wissen wir, dass der Embryo reichlich mit Wimperhaaren bedeckt ist und einem Mundnapf (Siebold (7)) sowie flimmernde Gefässe besitzt; Wagener (21) sah ihn auf den Kiemen von Cyclas nach Verlust der Flimmerhaare zu einem Keimschlauch werden, und E. van Beneden gelang es, auch über die Entwicklung im Ei zu positiven Resultaten zu kommen.

Die Eier sind fast kugelrund, wenigstens die jüngeren, und haben eine dünne, recht durchsichtige Schaale, die sich auch späterhin nicht sonderlich dunkel färbt. Im Laufe der Entwicklung nehmen sie im Gegensatz zu allen übrigen von mir untersuchten Trematodeneiern ausserordentlich an Grösse zu. So erklärlich diese Grössenzunahme bei der Entwicklung der Eier im mütterlichen Körper ist, so unverständlich ist mir der Umstand geblieben, dass, wie ich hier nachträglich bemerken will, die reifen Eier von Dist. tereticolle etwas kleiner sind', wie die ebengebildeten, eine Thatsache, deren auch schon Siebold Erwähnung gethan hat. — Ueber die embryonale Entwicklung im Ei,

die bisher nur mangelhaft beobachtet wurde (Pagenstecher (22)), giebt Ed. van Beneden (28, p. 30) eine eingehende Schilderung. —

Nach ihm ist die Keimzelle an dem einen, der Nahrungsdotter an dem andern Pol gelagert, und der Umstand, dass letzterer höchstens nur die Hälfte des Eis erfüllt und nie die Keimzelle von allen Seiten umgiebt, erleichtert die Untersuchung der weitern Vorgänge sehr.

Die ersten Veränderungen, die die Keimzelle erleidet, betreffen den Kernkörper. Derselbe zerfällt in zwei Stücke, die zunächst dicht beisammen liegen, bald aber von einander wegrücken. Darauf wird der Kern selbst durch eine von der Peripherie weiter nach dem Centrum einschneidende Furche in zwei Theile zerlegt, die die Gestalt von Halbkugeln haben und mit den flachen Seiten vorläufig noch dicht beisammen liegen. Bevor sie sich weiter trennen, erscheint eine Einschnürung auf der Oberfläche der Keimzelle, die diese allmählich durchschneidet. Von den jetzt existirenden zwei Zellen theilt sich in derselben Art und Weise zunächst die eine, dann die andere, es entstehen dadurch vier und schliesslich ein ganzer Haufen von Zellen, der sich zuletzt mit einer wimpernden Membran überzieht, deren Bildung nicht verfolgt werden konnte. Dieselbe sitzt so lose auf, dass der Embryo ganz unabhängig von ihr wie in einem Sack die lebhaftesten Bewegungen ausführen kann.

Der Nahrungsdotter wird allmählich in kleine, unregelmässig gebildete Partikelchen aufgelöst, die meistens an dem einen Pol gelagert bleiben.

Nicht selten kommt es jedoch auch vor, dass er sich in zwei Theile trennt, die die Keimzelle oder deren Derivate in die Mitte nehmen, ohne sie jedoch jemals völlig zu bedecken. —

Ich selbst habe die ersten Entwicklungsvorgänge wegen Mangels an ganz jungen Eiern nicht verfolgt, bin aber der Ueberzeugung, dass die Furchungserscheinungen im Grunde dieselben sein werden, wie bei Dist. tereticolle, was ja übrigens auch aus E. van Benedens Schilderung hervorgeht. Ich muss es daher auch dahin gestellt sein lassen, ob bei der Zelltheilung die Erscheinungen auftreten, von denen van Beneden berichtet, oder ob der Kern dabei nicht vielmehr dieselben Veränderungen erfährt, wie man sie sonst bei Kern- oder Zelltheilungen beobachtet hat. Die Objekte sind wahrscheinlich zu klein, um solch' minutiöse Untersuchungen zuzulassen. Meine genaueren Untersuchungen be-

ginnen erst mit dem Moment, wo als Resultat der Furchung ein solider Zellhaufen entstanden ist. Es gelang mir an dem einen Pol dieses Haufens wiederum die kalottenförmigen Zellen nachzuweisen, die ich als die ersten Anzeichen der sich bildenden Hüllmembran bei Dist. tereticolle beschrieben habe. Sie waren hier jedoch viel platter und desswegen schwieriger aufzufinden (Taf. XX, Fig. 9, 10). Später wurde die Membran, obgleich ihre Bildung durch Umwachsung nicht nachgewiesen werden konnte, recht deutlich; es finden sich in ihr die kalottenförmigen Zellen an beiden Polen, und ausserdem noch zwei oder drei andere unregelmässig vertheilte Zellkerne (Taf. XX, Fig. 11 bis 15). Sie legt sich meistens sehr dicht an die Eischaale an, was ihre Beobachtung erschwert und ist von den Embryonalzellen durch einen mehr oder minder grossen Zwischenraum getrennt, der durch das Residuum des Nahrungsdotters erfüllt ist. Selbst nach dem Ausschlüpfen des Embryos kann man sie noch häufig in der Schaale auffinden, wenngleich sie niemals so deutlich wird wie bei Dist. tereticolle.

An der Peripherie des inneren Zellhaufens bemerkt man dann zu einer bestimmten Zeit das Auftreten des Ektoblast in Gestalt einer Schicht von flachen Zellen (5 bis 6 im optischen Querschnitt) (Taf. XX, Fig. 11, 12, 13), von denen immer je drei zu genügen scheinen, um den ganzen Körperumfang zu umfassen (Taf. XX, Fig. 14). Während sie anfangs ganz abgeplattet sind, beginnen sie sich später in ihrem Centrum, wo sich der grosse Kern befindet, stark zu wölben; da ihre Ränder an der Verdickung nicht theilnehmen, sieht die Oberfläche des jungen Thiers schliesslich vollständig wellig aus (Taf. XX, Fig. 15 und 16). Kurze Zeit darauf erscheinen die ersten Spuren von Flimmerhaaren auf diesen Zellen (Taf. XX, Fig. 15, 16), die schliesslich mit einer grossen Zahl von dicht stehenden, langen Cilien besetzt werden. Wagener (21) hat somit Unrecht, wenn er behauptet, er hätte beim Zerfall des Flimmerkleides dessen zellige Struktur erkannt und gefunden, dass jede Zelle nur 1 bis 2 Cilien trägt. In Wirklichkeit findet genau dasselbe Verhalten statt, wie es Leuckart bei der Bewimperung von Dist. hepaticum beschreibt (37).

Auf dieser Entwicklungsstufe scheint Pagenstecher (22) den Embryo gesehen zu haben. „Sprengt man das Ei vor der Zeit der Reife, sagt er nämlich p. 46, so entlässt es einen Haufen mit Wimpern besetzter Zellen, je nach dem Alter in verschiedener Grösse und Zahl. Es gleicht dieser zusammenhängende, be-

wegliche Haufen, der umhertreibend das Benachbarte an sich haften macht, den Uvellen Ehrenbergs.“ In der That zeigen die Thiere, wenn sie schon in diesem halbreifen Zustand aus der Eihülle gepresst werden, bereits eine lebhafte Bewegung. Pagenstecher zeichnet aber (Taf. VI, III *i* und III *k*) eine viel zu grosse Anzahl dieser wimpertragenden Zellen und ihre Umrisse zu kuglig.

Allmählig verschwindet die zellige Struktur des Wimperkleides; die einzelnen Zellen verlieren ihre Wölbung, die Ränder verstreichen (Taf. XX, Fig. 17, 18), sodass schliesslich eine homogene, ziemlich dicke, dicht mit Wimpern besetzte Membran entsteht.

Am vordern Ende des Embryos hat sich mittlerweile ein Darmkanal ausgebildet, über dessen Entwicklung ich längere Zeit im Unklaren war. Man sieht nämlich kurz nach der Anlage des Ektoblast am spätern Kopfende eine Grube, die sich mit breiter Mündung nach Aussen öffnet (Taf. XX, Fig. 12, 13), sodass man zunächst auf den Gedanken kommen könnte, sie hätte sich durch eine Einstülpung der Oberfläche gebildet. Ich selbst war anfangs wirklich dieser Meinung, verliess sie jedoch bald, als ich nachweisen konnte, dass über die Oeffnung der Grube, die aus den Ektoblastzellen gebildete Membran kontinuirlich hinüberzieht (Taf. XX, Fig. 12 und 13). Man geht daher, glaube ich, nicht fehl, wenn man auch bei diesem Distomum, wie ich es schon bei Dist. tereticolle gethan habe, den Darmkanal sich nur durch eine regelmässige Anordnung einiger Entoblastzellen entstanden denkt.

Sein Lumen hat sich offenbar durch Resorption der dazwischenliegenden Zellen gebildet, wofür auch der Umstand spricht, dass man noch in einem ziemlich späten Stadium durch Tinktion in dem körnigen Darminhalt Kerne entdecken kann, die sich intensiv färben. Dieselben können nur von rückgebildeten Entoblastzellen stammen, denn der Dotter, der bei einer Einstülpungsöffnung vielleicht in den Darm hätte eintreten können, enthält schon lange keine Kerne mehr, was Färbeversuche darthun.

Während der Embryo sich noch in der Eischaale befindet, bemerkt man in ihm schon feine Gefässe, die an einigen Stellen flimmern. Wie wenig es auch mit den bis jetzt an erwachsenen Trematoden gemachten Erfahrungen übereinstimmt, so kann ich dabei doch nicht eine Beobachtung übergehen, die ich mit Sicherheit gemacht zu haben glaube. Die sich im Körper äusserst fein verästelnden Gefässe scheinen nämlich mit dem Darm im Zusammenhang zu stehen (Taf. XX, Fig. 19 und 20).

Die Beobachtung dieser feinen Details ist ja bei so kleinen

Objekten, wie die Trematodenlarven es sind, mit grossen Schwierigkeiten verbunden, jedoch kann ich nicht glauben, dass ich nur durch Trugbilder, die etwa der Präparationsmethode entsprungen sind, getäuscht worden bin; ich habe die in den Darm mündenden Kanäle nicht nur an einem, sondern an sehr zahlreichen Osmiumsäure-Präparaten, am deutlichsten bei Dist. cygnoides, bisweilen aber auch bei Dist. tereticolle (Taf. XX, Fig. 6) aufgefunden, leider jedoch erst dann, als mir keine lebenden Embryonen mehr zu Gebote standen. Ich kann es daher auch nicht mit Bestimmtheit sagen, wenngleich ich es stark vermuthe, ob sich die Einmündung der kleinen Gefässe in den Darm auch an frischen Thieren beobachten lässt, und ob die Flimmertrichter, die nur an den lebenden Larven aufzufinden waren, mit eben diesen feinen Kanälchen in Verbindung stehen. Vielleicht wird es mir oder einem andern Beobachter gelingen an grössern Trematodenlarven meine Vermuthung zu bestätigen.

Lang (51) hat ja bei Gunda segmentata das Vorkommen von Flimmertrichtern im Darmepithel nachgewiesen und angenommen, dass diejenigen, die sich weiter im Mesenchym befinden, nur Darmzellen sind, die sich aus dem Verband mit den übrigen losgelöst und zu Excretionswimperzellen umgebildet haben, wobei jedoch stets noch ein Zusammenhang mit der Bildungsstätte durch Protoplasmaausläufer bewahrt wird.

Bei den Trematodenembryonen ist der Zusammenhang der zu Wimpertrichtern differenzirten Darmzellen mit dem Darm selbst anfangs möglicherweise ein noch inniger und wird nicht nur durch ein „Plasmanetz", sondern durch wirkliche Kanäle hergestellt. —

Der reife Embryo flimmert schon ziemlich lange vor seinem Ausschlüpfen; schliesslich reisst die nicht gedeckelte Eischaale, und pfeilschnell schwimmt er nun sich dabei immer um seine Axe drehend im Wasser umher.

Auch er zeigt eine grosse Fertigkeit, seine Form zu verändern, wenn auch nicht in so hohem Maasse, wie es bei Dist. tereticolle der Fall ist (Taf. XX, Fig. 21—24). Seine Gestalt ist meistens birn- bis flaschenförmig. Letzteres Bild gewährt er hauptsächlich dann, wenn er seinen Rüssel recht weit hervorgestreckt hat. Dieser „Rüssel" ist wahrscheinlich nicht gleichwerthig mit dem, wie er bei andern von mir untersuchten Trematodenlarven vorkommt; derselbe scheint hier nicht aus einer Ausstülpung des vordern Darmtheiles zu bestehen, sondern von der die Mundöffnung umgebenden

Körperoberfläche selbst gebildet zu sein; wenigstens trägt er bis zur Mundöffnung Wimpern, welche, wie Leuckart es ausdrücklich angiebt, dem Rüssel von Dist. hepaticum fehlen.

Die Körperbedeckung besteht aus einer gleichmässig dicken, überall dichtbewimperten Membran, in der man nur als Ausnahme noch jetzt Kerne nachweisen kann; sie ist das Homologon der strukturlosen Haut von Dist. tereticolle, die 8 Borstenplatten mit eingerechnet.

An geeigneten Präparaten kann man nachweisen, dass die Cilien nicht regellos, sondern in dicht beisammenstehenden Längsreihen angeordnet sind (Taf. XX, Fig. 21). Das Wimperkleid sitzt übrigens nicht so lose dem Embryo auf, wie es E. van Beneden angiebt. Anfangs macht es sämmtliche, noch so stürmische Bewegungen des Embryo mit und umschliesst ihn ganz dicht; erst später nach längerem Aufenthalt im Wasser löst sich die cilientragende Membran, ohne die Flimmerbewegung einzubüssen, mehr von dem Embryo ab (Taf. XX, Fig. 23 und 24). Man bemerkt unmittelbar unter ihr eine feine durchsichtige Haut, die den Körperinhalt des jungen Thieres umgiebt.

Auch hier wie überhaupt an allen von mir untersuchten Trematodenlarven gelang es mir nicht Muskeln nachzuweisen; vielleicht war daran aber nur die geringe Grösse der Objekte schuld.

So lange das Thier die Schaale nicht verlassen hat, besitzt der Darm auf dem optischen Querschnitt eine dreieckige oder rhombische Gestalt, später wird er schlauchförmig. Die einzelnen die Darmwand bildenden Zellen, die anfangs recht deutlich waren (Taf. XX, Fig. 12, 13), sind später nicht mehr nachzuweisen. Er besitzt am obern Ende einen starken Schlundkopf, mit dessen Hülfe sich das Thier festsaugen kann.

Im Uebrigen ist der Körper wieder mit grossen runden Keimzellen gedrängt angefüllt, die ebenso wechselnd in ihrer Lage sind wie bei Dist. tereticolle, sodass sie bald den ganzen Körper erfüllen und sich selbst zwischen Darm und Körperwand drängen, bald auch nur im hintern Leibesende angehäuft liegen. Ausser ihnen sind noch einige sehr grosse, platte Zellen vorhanden, die der Körperwand dicht anliegen, und von denen man im Querschnitt meistens nur zwei bemerkt, obgleich ihre Zahl jedenfalls eine grössere ist.

Ueber ihre Entstehung und Bedeutung bin ich im Unklaren und kann sie nur in Verbindung bringen mit den platten Zellen, welche die Innenseite der Cuticula von Dist. tereticolle auskleiden.

Wahrscheinlich bilden sie nach Ablösung der Wimperhaut allein die Körperbedeckung und geben später zur Entstehung der Körperwand der Redien, respektive Sporocysten Veranlassung.

Distomum globiporum Rud.

fand ich im Darm fast aller darauf hin untersuchten Exemplare von Abramis vimba.

Literatur: Creplin (8. p. 324), Wagener (21), v. Willemoes-Suhm (31), und v. Linstow (36) bringen einige Mittheilungen, aus denen wir aber eigentlich nur das mit Sicherheit entnehmen können, dass der Embryo stark bewimpert ist und einen Mundnapf besitzt.

Die Eier sind verhältnissmässig recht gross, (0,048 bis 0,056^{mm} lang und 0,025 bis 0,041^{mm} breit, die Eizelle selbst misst ungefähr 0,0192^{mm}) und würden sich deswegen sehr zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen eignen, wenn dieser Vortheil nicht wieder durch die grosse Menge von Deutoplasma aufgewogen würde, das die Keimzelle oder deren Derivate zum Theil vollständig der Beobachtung entzieht, mindestens sie aber äusserst undeutlich macht.

Die Eizelle ist meistens wie bei Dist. tereticolle an dem durch den Deckel ausgezeichneten Eipol gelegen; bisweilen ist sie aber weiter nach der Mitte hinabgerückt und wird dann ziemlich verdeckt.

Die ersten Furchungsvorgänge kann man noch, wenn auch nur schwierig, verfolgen. Es treten zwei Zellen auf, bisweilen auch noch am Pol gelegen, meistens jedoch schon tiefer in den Nahrungsdotter eingetaucht, der die später auftretenden Furchungselemente allmählig immer mehr und mehr zu verdecken beginnt, sodass ihre Zahl nicht bestimmt werden kann, da sie nur undeutlich hindurchschimmern. Uebrigens findet bei der Theilung der Eizelle nicht die Unregelmässigkeit in Betreff der Grösse statt wie bei Dist. tereticolle, was wahrscheinlich darin seinen Grund hat, dass die Zellen von allen Seiten vollständig vom Nahrungsdotter umgeben sind und so eine gleichmässige Ernährung erfahren.

Nur bei einem Exemplar dieses Distomum fand ich die Eier nicht so mit Dottermasse erfüllt. Man konnte daher nicht nur das Auftreten von zwei, sondern sogar von 5 bis 6 Embryonalzellen bemerken, die diesmal auch am Pol liegen blieben. Da die

nährende Substanz hier nicht so reichlich vorhanden war, so trat auch augenblicklich wieder die Verschiedenheit in der Grösse der Furchungskugeln auf und machte sich besonders in dem Stadium, wo 2 oder 3 Zellen vorhanden waren, bemerkbar (Taf. XXI, Fig. 2, 3, 4).

Den aus der Furchung hervorgegangenen Zellhaufen sieht man ziemlich spät wieder auftauchen, indem er dann mit einem Theil seiner Oberfläche dicht an die Eischaale tritt, während er im Uebrigen noch vom Dotter umgeben wird (Taf. XXI, Fig. 5). Er bietet nun dasselbe Bild dar, wie ich es bei Aspidogaster gesehen habe, und wie es auch v. Willemoes-Suhm (30) von Polystomum integerrimum abbildet.

Eine Hüllmembran ist bei diesem Ei ebenfalls vorhanden, wenngleich ihre Entwicklung nicht zu beobachten und ihre Existenz überhaupt ziemlich schwer nachzuweisen war. Sehr deutlich sieht man sie nur an Präparaten, an denen entweder ein Theil der Dottermasse hervorgepresst ist, oder bei denen sich die Membran durch Schrumpfung des übrigen Eiinhalts abgelöst hat (Taf. XXI, Fig. 6—8). Sie besitzt eine Anzahl länglicher Kerne; die kalottenförmigen Zellen konnte ich bei ihr jedoch nicht nachweisen.

Gelingt es die vorher erwähnte solide Zellenmasse unversehrt aus dem Ei herauszubringen oder sie auch innerhalb derselben zu färben, so findet man an ihrer Peripherie wiederum die platte Zellenlage, die schliesslich ganz ähnlich wie bei Dist. cygnoides zu einer Flimmerhülle wird (Taf. III, Fig. 6 und 7).

Bewahrt man abgelegte Eier im Wasser auf, so schlüpfen, bisweilen erst nach 4 bis 5 Wochen, die jungen Thiere heraus, ihre Hüllmembran mit einigen Dotterresten zurücklassend.

Die ziemlich grosse Larve zeigt während ihres Umherschwimmens meistens eine kegelförmige Gestalt, kann aber sonst die mannigfaltigsten Formen annehmen, ja sich selbst ganz zu einer Kugel zusammenziehn (Taf. XXI, Fig. 11). Ihr Wimperkleid besitzt noch jetzt häufig zellige Struktur, die man jedoch im Gegensatz zu Dist. cygnoides nicht aus den hier fehlenden Kernen, sondern nur aus deutlichen Zellgrenzen erkennen kann. Die einzelnen Zellen (ungefähr 8 im optischen Querschnitt) sind so aneinandergefügt, dass sich ihre Ränder dachziegelartig decken (Taf. XXI, Fig. 9). Sie sind mit langen, dichten Wimpern bekleidet. Einen Besatz des Kopfendes mit plattenartigen Gebilden, wie sie v. Linstow ((36) Taf. XX, Fig. 24) abbildet, habe ich nie, auch bei der sorgfältigsten Untersuchung, beobachten können.

Das junge Thier besitzt einen vorne mit einem Rüssel versehenen Darm, der, abweichend von Dist. cygnoides, aber in Uebereinstimmung mit Dist. hepaticum, frei von Wimpern ist und daher wol jedenfalls aus einer Ausstülpung des Vorderdarms bis zum Schlundkopf, der sich auch hier vorfindet, gebildet wird.

Der Körperinhalt besteht zum grossen Theil aus Keimzellen. Ausser diesen fand ich an vielen Exemplaren wieder die platten, epithelartigen Zellen auf, die dasselbe Verhalten wie bei Dist. tereticolle zeigten (Taf. XXI, Fig. 9 und 10).

Ein sonderbares Gebilde war im hinteren Leibesende dieser Larve zu bemerken. Es machte den Eindruck eines Schlauches, jedoch will ich nicht verbürgen, dass es thatsächlich ein Lumen besitzt; im kontrahirten Zustand des Embryos auf ein Minimum reduzirt, füllt es, wenn sich das Thier in die Länge gestreckt hat, einen grossen Theil desselben aus (Taf. XXI, Fig. 9—11). Niemals befinden sich in dem Körpertheil, in dem dieses Gebilde Platz hat, die Keimzellen. Kerne oder sonst irgend eine Struktur konnte ich nicht entdecken; nur kleine granulirte Pünktchen, die in einer gallertartigen Masse zu liegen schienen, fanden sich vor. — Ueber die Natur dieses Organs bin ich völlig im Unklaren. Jedoch kann ich mich entsinnen im hintern Leibestheile einiger Redien, die ich leider nicht bestimmt habe, ebenfalls ein solches schlauchartiges Gebilde gefunden zu haben. Während die Thiere fast bis zum Bersten mit Cerkarien oder deren Keimen erfüllt waren, fehlten letztere an dieser Stelle, ebenso wie bei den Larven die Keimzellen.

Gefässe mit flimmernden Stellen und eine ähnliche periphere Streifung wie Dist. tereticolle besitzt auch dieser Embryo (Taf. XXI Fig. 10); jedoch gelang es mir wiederum nicht, letztere auf Muskelfibrillen zurückzuführen.

Distomum nodulosum Zed.

Literatur: Die Arbeiten von Nordmann (4), Siebold (7), Wagener (21), v. Linstow (35) und v. Willemoes-Suhm (31) enthalten einige Bemerkungen, die sich jedoch meistens nur auf den reifen Embryo beziehen.

Die Grösse und Gestalt der Eier ist fast dieselbe wie bei Dist. globiporum. Die Schaale ist anfangs ganz durchsichtig, wird später aber stark dunkel gefärbt und öffnet sich vermittelst eines Deckels. — Ich machte mich zu vieler Wiederholungen schuldig,

würde ich die Entwicklung dieses Distomum wieder ausführlich schildern, da sie genau mit der von Dist. globiporum übereinstimmt.

Der Nahrungsdotter ist in ebenso grosser Menge enthalten wie bei diesem und ist anfangs noch aus ganz intakten, grossen, runden Zellen zusammengesetzt, sodass man beim Anblick eines jungen Eis meinen könnte eine schöne Morula vor sich zu haben, zumal die Eizelle ziemlich schwer unter diesen Deutoplasmazellen herauszufinden ist (Taf. XX, Fig. 25). Jene wird sehr bald durch den später etwas mehr zerfallenden Nahrungsdotter verdeckt. Eine Hüllmembran mit grossen Kernen ist vorhanden (Taf. XX, Fig. 26).

Das Resultat der Furchung ist wieder ein Zellhaufen, an dem man ausgezeichnet gut die ursprüngliche Beschaffenheit und spätere Umwandlung des Ektoblasts verfolgen kann. Die anfangs platten Zellen werden später ebenso gewölbt, wie es bei Dist. cygnoides beschrieben wurde (Taf. XX, Fig. 26), und sitzen dem Entoblast ziemlich lose auf; späterhin bilden sie eine gleichmässige Flimmermembran, in der man auch nach dem Ausschlüpfen bisweilen Kerne findet (Taf. XX, Fig. 27). Der Embryo ist durch den Besitz eines Pigmentflecks ausgezeichnet.

Distomum cylindraceum. Zed.

Literatur: Der Embryo ist meines Wissens nur von Siebold (7) beschrieben.

Die Eier dieses in den Lungen von Rana temporaria schmarotzenden Wurms sind sehr klein, und die dicke Schaale ist derartig dunkelbraun gefärbt, dass es unmöglich ist durch sie hindurch ein klares Bild von dem Embryo zu erhalten. Ebenso ist auch die Härtung mit Osmiumsäure mit Schwierigkeiten verbunden, da bei der Dicke der Eischaale dieselbe nach erfolgter Einwirkung nicht rasch genug durch Auswaschen zu entfernen ist. Es findet daher hinterdrein fast immer eine beträchtliche Schwärzung statt.

Soweit ich den Entwicklungsverlauf habe verfolgen können, scheint derselbe nicht sehr von dem bei Dist. tereticolle abzuweichen, wenngleich die Lage der Embryonalzellen innerhalb des Dotters bisweilen auch an Dist. cygnoides erinnert (Taf. XX, Fig. 32).

Auch die Bildung der Hüllmembran ist offenbar dieselbe wie bei jenem Distomum, wenigstens waren die kalottenförmigen Zellen an den Polen bei vielen Eiern deutlich zu sehen.

Die Art der Entstehung der in späteren Stadien mit langen Cilien besetzten Wimpermembran aus einzelnen Zellen ist ebenfalls nachzuweisen.

Im Uebrigen ist das Thier noch im Besitz eines sehr kleinen Darmkanals, dessen vorderes Ende im Ei eingezogen ist, nach dem Ausschlüpfen aber als Rüssel herausgestülpt wird (Taf. XX, Fig. 33, 34, 35). —

So lange ich meine Untersuchungen nur an gehärteten Eiern anstellte, war ich über Siebolds Angabe, dass dieser Embryo nackt wäre, sehr verwundert, weil ich stets eine sehr gut entwickelte Flimmerhülle an ihm fand. Als ich jedoch einmal frische Eier mit reifen Embryonen beobachtete und dieselben durch leichten Druck aus der Schaale befreite, fand ich zu meinem Erstaunen, dass nicht allein die Hüllmembran, sondern meistens auch das ganze Flimmerkleid beim Auskriechen zurückgelassen wird (Taf. XX, Fig. 35). Bisweilen wurde es auch noch eine Zeit lang von dem Thiere mit herumgetragen, hing ihm aber nur ganz lose an und fiel bald darauf stückweise oder auf einmal von ihm ab (Taf. XX, Fig. 34) so dass das Thier dann nur mit einer dünnen durchsichtigen Haut bekleidet zurück blieb. Diese ist also keineswegs der strukturlosen Hülle des Dist. tereticolle homolog, sondern muss mit der Membran zusammengestellt werden, die nach dem Ablösen der Flimmerhaut bei Dist. cygnoides zum Vorschein kommt. Bei diesem Embryo vollzieht sich also der Prozess, der bei den meisten Trematoden erst bei der Verwandlung in die Redien stattfindet, unmittelbar nach dem Ausschlüpfen.

Distomum Naja Rud. Dist. signatum Dujard. und Dist. mentulatum Rud.

Literatur: Wir besitzen nur von Wedl (20) einige Notizen über die Entwicklungsvorgänge von Dist. signatum und Dist. mentulatum. Den Embryo von Distomum Naja scheine ich zum ersten Mal beobachtet zu haben.

Die Resultate, die sich aus der Untersuchung dieser drei Distomeen (Dist. Naja aus der Lunge, Dist. signatum aus dem Oesophagus und Dist. mentulatum aus dem Enddarm von Tropidonotus natrix) ergeben, bieten nichts Neues und sind nur geeignet, die an den andern Embryonen gemachten Beobachtungen zu bestätigen.

Die Eier aller drei Thiere sind sehr klein.

Wenn Wedl und ich wirklich dasselbe Thier untersucht haben, so sind seine Angaben über die Eigrösse offenbar zu hoch. Er giebt die Länge an als 0,084^{mm} und die Breite als 0,048^{mm} und meint, dass Dujardin zu kleine Zahlen giebt; mit letzteren stimmen die meinigen jedoch viel besser überein. Ich fand als durchschnittliche Länge bei Dist. signatum 0,0216^{mm} bis 0,024^{mm}, bei Dist. Naja 0,0134 bis 0,024^{mm}, bei Dist. mentulatum 0,018^{mm}.

Die Furchung ist wegen der geringen Grösse schwer zu verfolgen, jedoch zeigten einige Präparate Bilder, die bei Dist. mentulatum und signatum an Dist. tereticolle (Taf. XX, Fig. 37, 38), bei Dist. Naja an Dist. cygnoides erinnerten (Taf. III, Fig. 14).

Die Hüllmembran ist überall vorhanden; in ihr fand ich häufig die kalottenförmigen Zellen auf, unter denen sich bei Dist. Naja und signatum grosse Mengen von Nahrungsdotter ansammeln, welcher mit diesen zusammen eine Kappe („Polkappe") von bedeutender Dicke namentlich am Kopfende bildet (Taf. XX, Fig. 36; Taf. XXI, Fig. 12 und 13). Wedl erwähnt diese Erscheinung ebenfalls (29 p. 401).

Alle drei Embryonen haben ein Flimmerkleid, dessen Entwicklung zwar nicht besonders beobachtet wurde, die aber wahrscheinlich nicht von der oben geschilderten abweicht.

Dist. mentulatum soll nach Angabe Wedl's flimmerlos sein. Ist dieses wirklich der Fall, so findet bei ihm ebenso wie bei Dist. cylindraceum kurz nach dem Verlassen des Eis ein Abwerfen der Flimmerhaut statt.

An den reifen Embryonen habe ich mit Ausnahme der kugelförmigen Keimzellen, die hier ebenso wie auch schon bei Dist. cylindraceum relativ spärlich vorhanden sind, keine weitere Organisation entdecken können; es ist jedoch möglich, dass sowohl Darm als auch Rüssel vorhanden sind und nur wegen ihrer Kleinheit nicht aufzufinden waren.

Aspidogaster conchycola. Bär.

Literatur: Notizen, die sich auf den Embryo und seine Entwicklung beziehen, bringen Aubert (17, 18), Siebold (14) Dujardin (13) und Wagener (21).

Leider ist es nur sehr wenig, was ich von meinen Untersuchungen an diesem Ektoparasit (denn ein solcher ist er trotz seines Aufenthaltes im Perikardium und der Niere von Unio und Anadonta seinem ganzen Bau und seiner Entwicklung nach ohne Frage) bis jetzt mittheilen kann. Das Eierstocksei liegt an dem Eipol, der durch den Deckel gekennzeichnet wird, ist ziemlich gross und besitzt sowohl ein Keimbläschen als auch einen Keimfleck, der von Aubert vermisst wurde. Letzterer ist auch darüber im Unklaren, ob sich das Ei furcht, oder ob es sonst irgend eine andere Veränderung erleidet.

Dass ersteres geschieht, habe ich deutlich sehen können; wenigstens konnte ich 2 Furchungskugeln dicht nebeneinanderliegend, jede mit Kern und Kernkörperchen, beobachten. Bei der Theilung der Eizelle scheint die Bildung von zwei Kernen der Zerklüftung des Protoplasmas voranzueilen, denn ich fand nicht selten Stadien, wo in der einen Zelle schon 2 fertige grosse Kern-lagen, ohne dass am Protoplasma irgend eine Einschnürung zu erkennen gewesen wäre (Taf. XX, Fig. 28).

Es ist mir dabei leicht erklärlich, dass die älteren Beobachter durch dieses Bild getäuscht werden konnten und behaupteten, dass das Keimbläschen (für ein solches hielten sie bekanntlich die Eizellen) sich nicht theile, sondern in seinem Inneren kernhaltige Zellen hervorbringe. Darauf sollte es zerfliessen und die Zellen ins Freie treten. —

Späterhin verdeckt der Nahrungsdotter, der anfangs noch deutlich seine Zusammensetzung aus Zellen zeigt, alles, und nur bei einem sehr günstigen Objekt habe ich noch 9 grosse klare Zellen aus der Furchung hervorgehen gesehen (Taf. XX, Fig. 29). Meistens tauchen die Embryonalzellen aber erst viel später aus dem Deutoplasma wieder auf, wenn ihre Zahl schon eine ziemlich bedeutende ist. Sie bilden darin ebenso wie bei den Distomeen einen soliden Zellhaufen (Taf. XX, Fig. 30). An dem Ei, an dem ich 9 Furchungskugeln beobachten konnte und das sich durch den geringen Dottergehalt auszeichnete, bemerkte ich auch äusserst klar eine dicht am Eipol gelegene, den übrigen kappenförmig aufsitzende Zelle, die eine auffallende Aehnlichkeit mit der ersten kalottenförmigen Zelle der Distomeen zeigte (Taf. XX, Fig. 29). In der That konnte man später an Stelle dieser einen deren zwei beobachten, die sich in nichts von den bei Dist. tereticolle aufgefundenen unterschieden. Von ihnen ausgehend bildet sich auch hier eine Membran, die den ganzen Eiinhalt überzieht. Ebenso wie die Hüll-

membran besitzt sie sowohl die kalottenförmigen als auch sonst noch andere platte Zellen (Taf. XX, Fig. 30 und 31). —

Wegen Mangels an Material musste ich vorläufig die Untersuchung unterbrechen; jedoch sind mir schon die wenigen gefundenen Resultate interessant gewesen, weil sie darthun, dass wenigstens in den ersten Entwicklungsstadien kein Unterschied zwischen mono- und digenetischen Trematoden obwaltet. Hier wie dort furcht sich die Eizelle wie jedes andere Ei mit totaler Furchung und bildet einen soliden Haufen von Embryonalzellen; hier wie dort existirt eine Hüllmembran. Ich glaube nähere Aufschlüsse über die Embryogenese von Aspidogaster werden die Aehnlichkeiten zwischen der Entwicklung der Ento- und Ektoparasiten nur noch vermehren.

Am Schluss meiner Untersuchungen angelangt, sei es mir gestattet, deren bemerkenswerthesten Resultate noch einmal zu rekapituliren.

Das Trematodenei ist zusammengesetzt aus der eigentlichen Eizelle, die einzig und allein an der Furchung und an der Bildung des Embryo aktiv betheiligt ist, und dem Nahrungsdotter, der anfangs mehr oder weniger seine Entstehung aus grossen, runden, kernhaltigen Zellen dokumentirt und den weitaus grössten Theil des Eiinhaltes ausmacht. Die Eischaale besteht aus einer zunächst durchsichtigen, später aber häufig stark gefärbten, chitinartigen Masse; da sie fast immer ein Rotationsellipsoid darstellt, so kann man an ihr eine Längs- und eine Queraxe unterscheiden. Das eine Ende der erstern zeigt einen Unterschied von dem andern meistens dadurch, dass dort die Schaale im Besitz eines Deckels ist; hiemit ist gleichzeitig auch die Lage des künftigen Embryos bezeichnet, dessen Kopfende sich stets an dem gedeckelten Eipol befindet. Die Eizelle ist ebenfalls dort gelagert und liegt daselbst entweder vollständig frei, indem der Nahrungsdotter nur d e n Theil von ihr umgiebt, der dem Deckel abgewendet ist, (Dist. tereticolle, cygnoides, cylindraceum, mentulatum) oder wird gleich von Anfang an von letzterem völlig umhüllt. (Dist. globiporum und nodulosum).

Die Furchung ist eine vollständige, wenn auch sehr unregelmässige, abhängig von der mehr oder weniger intensiven Ernährung von Seiten des Dotters. Ihr Endergebniss ist ein solider Zellhaufen, der den Nahrungsdotter immer mehr und mehr zurückdrängt und ihn schliesslich bis auf wenige Reste absorbirt.

Bevor dieses jedoch eingetreten ist, hat sich eine Zelle am obern Pol von dem Verbande der übrigen Embryonalzellen abgelöst. Nachdem sie sich getheilt hat, beginnen die daraus entstandenen zwei „kalottenförmigen“ Zellen den Eiinhalt in Gestalt einer Membran zu umwachsen, die sich bei dem Zurückweichen des Nahrungsdotters immer weiter ausdehnt, während dessen einige andere platte Zellen in ihr auftreten, die wahrscheinlich aus der Theilung der beiden ersten entstanden sind.

Anfangs reicht die Membran mit ihren Rändern nur bis zur Grenze des Dotters und dehnt sich nur in dem Maasse aus, wie dieser verschwindet; dann eilt sie jedoch in ihrem Wachsthum voraus und umhüllt schliesslich den ganzen Eiinhalt mitsammt dem Deutoplasma.

Diese Hüllmembran, die beim Ausschlüpfen des Embryos in der Schaale zurückbleibt, wurde bei sämmtlichen untersuchten Trematodenspecies gefunden, wenngleich ihre Bildung nur bei Dist. tereticolle genau beobachtet werden konnte. —

An der Peripherie des von der Hüllmembran eingeschlossenen homogenen Zellhaufens differenzirt sich dann eine Schicht platter Zellen, aus der bei Dist. tereticolle eine strukturlose Cuticula und 8 mit Chitinborsten besetzte Platten entstehen. Bei allen übrigen bilden sie jedoch eine Wimpermembran, deren Zusammensetzung aus einzelnen Zellen beim reifen Embryo nicht mehr zu konstatiren ist. Nur Dist. cygnoides und nodulosum zeigen auch n a c h dem Verlassen des Eis bisweilen noch K e r n e in ihr, während die Zellgrenzen schon vollkommen verwischt sind, die dagegen grade bei Dist. globiporum längere Zeit sichtbar bleiben.

Das innerhalb dieser platten Zellen des Ectoblast gelegene solide Entoblast, welches vorläufig noch aus ganz gleichartigen Zellen zusammengesetzt ist, verändert sich im Lauf der Entwicklung so, dass einige von ihnen sich etwas abflachen und sich epithelartig der Innenseite des Ektoblast anlegen (Dist. tereticolle globiporum, cygnoides), andere dagegen ordnen sich am Kopfende des Embryo regelmässig an und bilden einen Darm, dessen Lumen dadurch entsteht, dass die eingeschlossenen Zellen allmählig degeneriren und nur eine körnige Masse zurücklassen, in der man bisweilen noch einzelne Kerne entdecken kann. Der grösste Theil bleibt jedoch vollkommen unverändert in dem Raum zwischen Darm und Körperwand als Keimzellen liegen.

Der reife Embryo lässt beim Ausschlüpfen die Hüllmembran im Ei zurück und bei Dist. cylindraceum, wahrscheinlich

auch bei Dist. mentulatum, wirft er sogar seine Flimmerhaut meistens schon in der Schaale ab. — Ausser der geschilderten Organisation besitzen die jungen Thiere noch Gefässe (Dist. tereticolle, cygnoides, globiporum), in denen sich an einigen Stellen Flimmertrichter vorfinden, und die bei Dist. cygnoides und tereticolle mit dem Darm in Verbindung zu stehen scheinen. Das Vorderende des Darms wird als Saugrüssel benutzt. Bei Dist. tereticolle, cygnoides, globiporum konnte ein Schlundkopf nachgewiesen werden, der bei den anderen darmführenden Embryonen wahrscheinlich nur wegen seiner Kleinheit nicht aufgefunden werden konnte.

Dist. nodulosum hat einen augenartigen Pigmentfleck, und Dist. globiporum besitzt in seinem hinteren Leibesende ein schlauchförmiges Organ, dessen Bedeutung nicht nachzuweisen war.

Auffallend ist übrigens bei der ganzen Entwicklung die grosse Uebereinstimmung, die zwischen den verschiedenen Species herrscht.

Bei einem Versuch diese durch die Beobachtung gefundenen Thatsachen zu deuten, wird man, glaube ich, kein Bedenken tragen können, die Schicht platter Zellen, denen die Cuticula, respektive die Flimmermembran ihre Entstehung verdankt, als Ektoblast und den davon eingeschlossenen Zellhaufen als Entoblast in Anspruch zu nehmen, wie ich es auch schon im Laufe meiner Darstellung gethan habe. Ebenso werden wir die Hüllmembran als ein Gebilde des Ektoblasts betrachten müssen, das in diesem Falle nicht auf einmal zur Ausbildung gelangt, sondern sich nach einander in zwei verschiedenen Lagen entwickelt.

Es erscheinen zunächst Zellen, die wir als Ektoblast 1ter Ordnung bezeichnen könnten, welche die übrigen umwachsen, und erst dann, nachdem diese Umwachsung stattgefunden hat, bilden sich Ektoblastzellen 2ter Ordnung aus, das bleibende Ektoderm des Embryos.

Dieses successive Ausbilden des Ektoblast kommt ja auch sonst häufig bei der Entwicklung anderer Thiere zur Beobachtung. Van Beneden (42) ist ebenfalls geneigt die verschiedenen Embryonalhüllen der Tänien sämmtlich als Ektoblastgebilde aufzufassen. —

Ob es indess statthaft ist, das allmählige Umwachsen des Ektoblasts erster Ordnung (der Hüllmembran) um die übrigen Embryonalzellen mitsammt dem Dotterrest als eine Gastrulation aufzufassen, mag ich nicht entscheiden, obgleich Stadien wie die auf Taf. XIX, Fig. 33 und 34 abgebildeten in jeder Hinsicht einer epibolischen Gastrula ähneln, und ich sonst im Entwicklungsgang

der Trematoden ausserdem nichts anzuführen weiss, was mit der Gastrulabildung der übrigen Metazoen verglichen werden könnte. Vielleicht findet aber die wirkliche Gastrulation erst bei der Bildung des bleibenden Ektoblasts statt, die ich allerdings nicht habe direkt beobachten können. Ich vermuthe jedoch, dass auch dieses ebenso wie die Hüllmembran das Entoblast allmählich umwächst.

Dieser Vorgang wäre dann direkt mit der von van Beneden, Whitman und Julin (45, 46, 47, 48) beschriebenen Gastrulabildung der Dyciemiden und Orthonectiden vergleichbar, und böte einen Grund mehr, letztere mit den Trematoden in Verbindung zu bringen.

Was die flachen Zellen anbelangt, welche sich bei Dist. tereticolle, globiporum und cygnoides der Innenseite des Ektoblasts anlegen, so sind es offenbar dieselben, die die innere Körperwand der spätern Redien respektive Sporocysten auskleiden.

Wagener (21) fand nämlich, dass unter der strukturlosen Haut vieler Cerkarienschläuche ein System von Längs- und Querfasern liegt, und dass bei allen auf der Innenseite dieses Fasergewebes (p. 35) ein mehr oder minder starker Belag von einer Masse, die v. Siebold als „blasig-körnig“ bezeichnet, vorhanden ist; in ihr zeichnen sich einzelne kernartige Gebilde und zellenartige Körper aus. Ebenso macht Moulinié (19) darauf aufmerksam, dass die innere Körperwand vieler Cerkarienammen einen zelligen Belag besitzt und Leuckart (37) sagt p. 106, wo es sich über die Organisation der Redien von Dist. hepaticum handelt, dass „nach Aussen die Leibeswand von einer Cuticula begrenzt wird, der auch hier wieder zunächst ein System von muskulösen Längs- und Ringfasern in einfacher Schicht sich anschliesst. Auf diese folgt nach Innen sodann, die Leibeswände vervollständigend, eine Lage grosser Kernzellen, die für gewöhnlich eine feinkörnige Beschaffenheit haben, unter Umständen aber auch blasenartig sich auftreiben. Sie vertreten offenbar die anscheinend strukturlose Substanzlage, welche wir in der Körperwand der Embryonen vorfinden, und stehen mit den aufliegenden Fibrillen vielleicht in einer ähnlichen Beziehung, wie wir das durch die Gebrüder Hertwig u. A. für die Ausläufer der sogenannten Neuromuskelzellen kennen gelernt haben.“

Auch ich bin der Meinung, dass, falls sich im Embryo überhaupt Muskeln vorfinden, (und Leuckart hat sie ja bei Distomum hepaticum mit Sicherheit nachgewiesen), sie ebenso wie bei

den Redien nur diesen epithelartigen Zellen ihren Ursprung verdanken, wenn auch vielleicht nur indirekt, nachdem jene zur Bildung eines Mesenchyms beigetragen haben.

Nähere Untersuchungen werden es zeigen müssen, ob die Muskeln wirklich epithelialen oder nicht vielmehr einen mesenchymatösen Charakter besitzen, wie sie überhaupt auch erst Aufklärung darüber verschaffen werden, ob die Trematoden in ihren Jugendzuständen nicht vielleicht doch einige Anklänge an die Enterocölier zeigen.

Für letzteres würden die eben erwähnten platten Zellen sprechen, welche einen Raum umgeben, der, obgleich er dicht mit den Keimzellen angefüllt ist, grade durch diese epitheliale Auskleidung den Eindruck einer richtigen Leibeshöhle macht, so dass Leuckart (39) kein Bedenken trägt, ihn auch gradezu mit diesem Ausdruck zu bezeichnen. Ich glaube darin etwas vorsichtiger sein zu müssen, weil die Entstehung dieser „Leibeshöhle" nicht die mindeste Aehnlichkeit mit der der Enterocölier zeigt, und wäre vorläufig eher geneigt, diesen Raum in diesem Fall für ein mit Epithel ausgekleidetes Schizocöl zu halten. — Auch die übrige Entwicklung lässt eher die Annahme zu, dass wir es mit ächten „Pseudocöliern" zu thun haben, und zeigt darin eine bemerkenswerthe Uebereinstimmung mit der bei „Malacobdella" beobachteten.

Nach Hoffmann (49) ist bei dieser Nemertine das Endresultat der Furchung ein solider Zellhaufen, an dem sich erst später ein einschichtiges, flaches Ektoblast und ein Entoblast differenzirt. Letzteres zieht sich allmählich vom Ektoblast zurück, sodass es nur noch am spätern oralen Pol mit diesem zusammenhängt, wodurch eine Höhle entsteht, welche Hoffmann als Leibeshöhle auffasst, obgleich in dieselbe von dem Entoblast aus eine Menge Zellen hineinwandern, die dort bald ein Netzwerk von mit einander anastomosirenden Zellen erzeugen, welche von ihm als „Mesoderm" gedeutet werden, aus denen später das Parenchym der Thiere hervorgeht. An der Peripherie des vorläufig noch immer soliden Entoblast bildet sich dann eine regelmässig angeordnete Zelllage aus, das „Darmdrüsenblatt". Dadurch dass dasselbe einerseits bis zum aboralen Pol vorrückt, andrerseits die von ihm eingeschlossenen Zellen einer „fettigen Degeneration" verfallen, entsteht schliesslich der Darmkanal.

Auch bei den Trematoden ist anfangs ein solider Zellhaufen vorhanden, an dem sich erst später das Ektoblast bemerkbar macht,

während das Entoblast zunächst an seiner Peripherie platte Zellen absondert. Wahrscheinlich spielen letztere entweder schon im Embryo bei der Bildung eines Mesenchyms eine Rolle, oder sie betheiligen sich daran erst nach der Metamorphose in eine Redie, respektive Sporocyste. Ich wüsste sonst nicht, wie anders die mitunter ziemlich dicke Körperwand der Keimschläuche zu Stande käme, da zwischen dem später abgeworfenen Ektoblast und den Keimzellen weiter keine zelligen Elemente nachzuweisen sind, die man für die Bildung eines Mesenchyms verantwortlich machen könnte. —

Die übrige Masse der Zellen wird bei den Distomeen nicht vollständig zur Bildung des Darmkanals, welche sonst mit der einen Ausnahme, dass er nicht bis zum aboralen Pol vorwächst, keine Unterschiede von Malacobdella aufweist, verwendet; ein sehr grosser Theil derselben bleibt unverändert als „Keimzellen" zurück. Dieses würde neben der Hüllmembran der einzige bemerkenswerthe Unterschied sein, den man zwischen der Entwicklung dieser Nemertine und der der Distomeen anführen könnte, wenn, wie gesagt, die Annahme richtig ist, dass von den flachen Entoblastzellen aus die Bildung eines Mesenchyms ähnlich von statten geht wie die Entwicklung des „Mesoderms" bei Malacobdella. —

Dass es die Keimzellen sind, aus denen sich später die Cerkarien oder vorher erst wieder Redien entwickeln, wies schon Wagener (21) nach, und die neuen Beobachtungen Leuckarts (37) bei Dist. hepaticum lassen keinen Zweifel an dieser Thatsache aufkommen. In Betreff ihres morphologischen Werthes, kann ich jedoch nicht mit Leuckart ganz übereinstimmen, wenn er sie „genetisch als Theile (vielleicht die einzigen Theile) des „Mesoderms" in Anspruch nimmt."

Obgleich sie zwischen Darmkanal und Körperwand ihre Lage haben, so möchte ich dieselben, zumal ich eine Entstehung des Darms durch Einstülpung leugnen muss, als aus dem Entoblast entstandene Geschlechtsorgane oder vielmehr als Zellen desselben ansehen, die ihren Charakter als Furchungskugeln vollständig bewahrt haben, während die übrigen zum Aufbau des Embryos verwendet wurden.

Bei dem Auffassen der Keimzellen als unverbrauchte, in ihrer Entwicklung stehen gebliebene Furchungselemente, lässt es sich vielleicht auch erklären, dass diese keine weitere Befruchtung mehr nöthig haben.

Meistens geht die Weiterentwicklung erst dann von statten,

wenn sich der Embryo nach dem Einwandern in einen ihm passenden Wirth und nach Verlust seines Ektoderms in eine Redie oder Sporocyste verwandelt hat. Es entstehen aus den Keimzellen dann entweder direkt Cerkarien, oder es wird erst noch eine neue Generation von Redien erzeugt, deren Entwicklung bis jetzt immer noch nicht mit genügender Sicherheit beobachtet worden ist.

Wenn es gestattet wäre Vermuthungen auszusprechen, die sich allerdings bis jetzt noch auf keine feste Basis stützen, so möchte ich annehmen, dass die Entwicklung einer Keimzelle im Leib einer Redie zu einer neuen Redie sich ebenso verhalten wird, wie die des Embryo im Ei, nur dass bei ihr die Ernährung durch Nahrungsdotter fortfällt, und dadurch vielleicht die Unregelmässigkeit bei der Furchung vermindert wird. Möglicherweise ist sogar eine Hüllmembran vorhanden, wenigstens spricht Wagener (21) bei Dist. cygnoides von einer feinen Membran, die die Zellkonglomerate innerhalb der Redien umgiebt.

Für meine Ansicht sprechen zunächst zwei Beobachtungen: Einmal entwickelt sich, wie es schon häufig nachgewiesen wurde, aus der „Keimzelle“ ebenso wie aus der „Eizelle“ ein solider Haufen ganz gleichartiger Zellen; zweitens stimmt die daraus gebildete Generation Redien mit der aus der Metamorphose des Embryo, also direkt aus dem Ei, entstandenen, völlig überein, nur dass die Individualisirung der Organe namentlich des Darms eine stärkere ist wie beim Embryo (Leuckart 37, p. 107). Es lässt sich nun wohl annehmen, dass zwei im Grunde vollkommen gleich gebaute Thiere auch dieselbe Entwicklung haben.

Die in dem neuen Rediengeschlecht sich wiederum vorfindenden Keimzellen möchte ich ebenfalls für Furchungselemente halten, die aus der ersten Generation wieder zurückgeblieben sind. Aus ihnen entwickeln sich dann Cerkarien, ein Vorgang, der vielleicht Anklänge an die Embryogenese der monogenetischen Trematoden zeigen wird; hier wie dort bilden sich Jugendformen aus, die direkt zu geschlechtsreifen Thieren werden.

Während bei den meisten Distomeen sich die Keimzellen erst nach der Einwanderung zu entwickeln beginnen, geschieht dieses bei Monostomum mutabile schon gleichzeitig mit der Bildung des Embryo selbst, so dass, nachdem dieser das Ei verlassen hat, sich in ihm schon eine völlig ausgebildete Redie vorfindet.

Zwischen diesen beiden extremen Fällen steht nach Leuckart

(37 p. 103) Amphistomum subclavatum, in dessen Embryonen man statt der ehemaligen Keimzellen bereits „Keimballen" von 8 bis 10 Furchungskugeln vorfindet.

Dass die eben erwähnten Vorgänge mit der Vermehrung von Gyrodactylus elegans, wie sie uns G. Wagener (24) beschrieben hat, gut in Parallele gestellt werden können, deutet schon Leuckart an (37, p. 102).

Im Uterus von Gyrodactylus findet sich, wie bekannt, nicht nur ein ausgebildeter Embryo vor, sondern in diesem liegt bereits ein Enkel und oft auch ein Urenkel eingeschachtelt, deren Entstehung Wagener aus übriggebliebenen „Furchungskugeln" annimmt.

Spricht man die Keimzellen der Trematodenembryonen, Redien oder Sporocysten auch als unverbrauchte Furchungskugeln an, wie ich es nach meinen Untersuchungen thun muss, so lässt sich die Entwicklung der Redien und Cerkarien sehr gut mit jener der Tochter- und Enkelgeneration von Gyrodactylus vergleichen, nur dass bei diesem Thier die einzelnen Generationen schon zur Ausbildung gelangen, wenn sich der Embryo noch im mütterlichen Uterus befindet, während bei den Trematoden die Entwicklung der Redie aus dem Embryo und der Cerkarien aus der Redie successive vorsichgeht. —

Bei dieser Deutung kann dann kaum mehr von einem Generationswechsel der Trematoden gesprochen werden.

Der Embryo metamorphosirt sich in eine Sporocyste oder eine Redie und diese erzeugen entweder direkt Cerkarien, oder es erscheint zuvor noch eine neue Generation von Redien. Letztere sowohl wie die Cerkarien entwickeln sich aus Keimzellen, welchen Vorgang man als „Paedogenesis" bezeichnen kann.

Auf die Aehnlichkeit, welche bei der Entwicklung der Trematoden mit der von Malacobdella herrscht, ist schon oben hingewiesen worden, es mag dabei aber dahingestellt bleiben, ob sie nicht vielleicht nur eine äusserliche ist. Das Entstehen einer soliden Blastula, an der sich später Ekto- und Entoblast differenzirt, die Art und Weise der Darmbildung etc. (siehe oben) sprechen allerdings sehr für ein verwandtschaftliches Verhältniss.

Wegen der grossen Uebereinstimmung zwischen einem Distomumembryo und einer Orthonectide oder Dicyemide will schon Leuckart (37 p. 96) die letzteren zu den Trematodengruppen hinzuziehen, eine Ansicht die allerdings von van Beneden (46.

p. 219) bekämpft wird, der diese Thiere zu einer zwischen Proto- und Metazoen stehenden Gruppe der „Mesozoen“ vereinigen will.

Nach meinen Beobachtungen kann ich der Leuckart'schen Anschauung nur beipflichten. Die Aehnlichkeit beruht nicht nur darin, dass bei den „Mesozoen“ und den Distomeen „die Epidermis aus grossen, platten Zellen gebildet ist, die wenig zahlreich und mit Flimmern bedeckt sind“ (van Beneden 46 p. 220), sondern ist viel bedeutender.

Vergleicht man die Entwicklung der Orthonectiden, wie sie uns von Julin (49) beschrieben wird, mit der der Distomeen, so muss man zugeben, dass der Unterschied wirklich nur ein ausserordentlich geringer ist. Der Embryo einer weiblichen Rhopalura besteht nach Schluss der epibolischen Gastrula aus einem einschichtigen Ektoblast und einem soliden vielzelligen Entoblast. Letzteres theilt sich in zwei Portionen, in eine an der Peripherie gelegene einfache Zelllage und in eine von dieser eingeschlossene vollkommen gleichartige Zellmasse; aus ersterer entsteht eine Anzahl von Muskelfibrillen, letztere wird in ihrer Gesammtheit zu Eiern umgebildet. Die Entwicklung des Männchens weicht von der eben geschilderten nur in sofern ab, als das Entoblast anfangs nur von einer Zelle repräsentirt wird. Bald jedoch gesellen sich zu dieser noch mehrere andere Entoblastzellen hinzu, die sie allmählig vollkommen umgeben und sich ähnlich wie beim Weibchen in eine Menge von Muskelfibrillen verwandeln. Die eine primäre Entoblastzelle ist mittlerweile nach mannigfaltigen Theilungen zur Bildung einer grossen Anzahl von Spermatozoiden verbraucht worden.

Die Entwicklung der Distomeen ist fast genau dieselbe.

Auch hier ist der Embryo zu einer bestimmten Zeit (abgesehen von der Hüllmembran) aus einem einschichtigen Ektoblast und einem soliden Entoblast gebildet, auch hier tritt an der Peripherie des letzteren eine einfache Zelllage auf (epithelartige Zellen), von der ich zwar nicht behaupten kann, dass sie schon bei den Larven Muskelfibrillen ihre Entstehung giebt, von der es aber sehr wahrscheinlich ist, dass ihr mindestens die Muskeln der Redien respektive Sporocysten ihren Ursprung verdanken; und endlich hat auch hier der grösste Theil der Entoblastzellen die Bestimmung unmittelbar zur Fortpflanzung zu dienen.

Der einzige Unterschied, der zwischen einer Rhopalura und einem Distomumembryo besteht, ist eigentlich nur der, dass erstere auf einer niedrigen Entwicklungsstufe stehen bleibt. Mit Aus-

nahme derjenigen, die in Muskelfibrillen verwandelt werden, werden sämmtliche Entoblastzellen Eier. Der Aufenthalt des Thieres in einem intensiv nährenden Medium macht alle Organe bis auf die der Fortpflanzung überflüssig.

Die Distomeenembryonen dagegen erfahren eine etwas höhere Entwicklung. Der grösste Theil des Entoblasts bleibt zwar ebenfalls unverändert (was ein sehr wesentlicher Punkt ist, in dem sich Orthonectiden und Distomeen ähneln) und stellt die Keimzellen dar; ein anderer aber liefert oder deutet wenigstens die Organe an, deren die Larve zum Aufsuchen eines geeigneten Wirthes bedarf, in welchem ihre Keimzellen passend zur Entwicklung gelangen können. —

Die Verwandtschaft zwischen Distomeen und Orthonectiden ist sonach für mich eine ausserordentlich wahrscheinliche, dieselben auch für die Dicyemiden direkt nachzuweisen ist etwas schwieriger.

Whitman (47) betont in seiner kürzlich erschienenen Arbeit zunächst, dass die Orthonectiden keineswegs reine „Diploblastiker" sind, sondern dass sie ein „Mesoderm" besitzen, das durch die rings um die centrale Entoblastmasse befindliche Zelllage, von der sich die Muskelfibrillen ableiten, repräsentirt wird; sie können also sicher nicht zu van Benedens Mesozoen gerechnet werden.

Die Dicyemiden haben zwar kein bleibendes „Mesoderm", aber auch bei ihnen wird ein solches vorübergehend angedeutet. Whitman hält die an den beiden Polen der axialen Entodermzelle eines wurmförmigen Dicyemidenembryos entstehenden primären Keimzellen für das Homologon der beiden ersten ebenfalls an den beiden Polen der Entodermzelle einer männlichen Rhopalura auftretenden „intermediären Zellen", die sich später vermehren und zur Muskelbildung benutzt werden.

So hätten wir also auch bei den Dicyemiden dieselben Verhältnisse wie bei den Orthonectiden und demnach auch dieselben Vergleichungspunkte mit den Distomeen, und Whitman selbst ist geneigt van Benedens Mesozoen von Plathelminthen abzuleiten, die durch Parasitismus degenerirt sind, wenn er es auch unentschieden lässt, ob sie eher zu Dinophilus oder zu den Trematoden zu ziehen sind (47. p. 75).

Es war zu erwarten, dass die Verwandtschaft, die sich zwischen Cestoden und Trematoden schon lange auf anatomischem Wege nachweisen liess, auch auf dem Gebiet der Entwicklungs-

geschichte sich würde begründen lassen. Ich glaube, dass dieses zum Theil durch meine Untersuchung geglückt ist.

Durch van Beneden, Moniez, Leuckart, Kölliker, Metschnikoff (12. 21. 27. 28. 38. 39. 40. 42. 43) und andere haben wir erfahren, dass aus der Eizelle des Cestodeneis durch Furchung eine solide Morula (ähnlich wie bei den Distomeen) hervorgeht, welche sich bei den Tänien in einen soliden Kern, den eigentlichen Embryo, und in eine äussere Schicht sondert, die sich nur zu einer schützenden Membran verwandelt, zu der sich häufig auch noch mehrere andere hinzugesellen können.

Bei den Bothriocephalen findet derselbe Vorgang statt, nur dass die Schutzhülle hier meistens bewimpert ist. Alle diese den wirklichen Embryo umgebenden Membranen werden später bei den Tänien schon beim Ausschlüpfen aus dem Ei, bei den Bothriocephalen erst nach längerem Herumschwärmen abgeworfen.

Eine neue Arbeit Ed. van Benedens (42) schildert bei einigen Tänien die Entstehung des Embryos und namentlich seiner Membranen genauer. Bei Taenia serrata (p. 191) theilt sich die Eizelle zunächst in zwei Zellen, in eine dunkle, sehr granulirte, die sich gar nicht am Aufbau des jungen Thieres betheiligt, und in eine andere mit hellem durchsichtigem Protoplasma, die erste Embryonalzelle, welche bald in zwei grosse Kugeln die „Makromeren“ zerfällt. Die weitere Furchung war in ihrer Aufeinanderfolge nicht genau festzustellen, jedenfalls konnten aber Eier beobachtet werden, in denen neben der granulirten Zelle und den beiden Makromeren 2, 3, 4 oder 5 kleine Zellen vorhanden waren, die „Micromeren“, die offenbar aus den Makromeren hervorgegangen waren. Häufig waren sie ganz verschieden gross und zeigten eine bedeutende Unregelmässigkeit in ihrer Gruppirung. Es folgte dann ein Stadium, bei dem sich im Ganzen 16 Zellen vorfanden, 4 grosse und 12 kleine. Erstere (drei mit hellem Protoplasma und eine mit getrübtem, die schon bei der ersten Theilung vorhanden war) legen sich über die kleinen herüber und umwachsen sie allmählig; sie bilden die „couche albuminogène“ und verwandeln sich schliesslich in eine ganz dünne Membran, die ihre Entstehung aus Zellen nur noch aus den darin vorhandenen Kernen errathen lässt; Zellgrenzen sind nicht mehr vorhanden. Mittlerweile ist noch eine zweite Zelllage erschienen, die „couche chitinogène“ aus 3, 4 auch 5 Zellen gebildet, die ihrerseits wiederum den Embryo auf epibolischem Wege umwachsen, ein Vorgang, der sehr deutlich zu konstatiren ist.

Anfangs wird durch sie ebenfalls eine dünne Membran gebildet, später verdickt sich dieselbe aber ausserordentlich. Von dieser Hülle eingeschlossen befindet sich der Embryo, der aus einer äussern Schicht, in der sich die Chitinhaken ausbilden, und einem centralen Kern zusammengesetzt ist.

Van Beneden deutet sowohl die „couche albuminogène“ als auch die „chitinogène“ für Ektoblastgebilde und stellt mit der ersten die Flimmerhülle der Bothriocephalen zusammen, lässt dagegen noch die Frage offen, ob die zwei Lagen des Embryos den beiden primären Keimblättern der übrigen Metazoen homolog sind.

Bei einem Vergleich dieser Entwicklungsvorgänge mit denen der Trematoden fällt zunächst die Uebereinstimmung der Furchungserscheinungen auf. In beiden Fällen sind sie scheinbar an gar kein Gesetz gebunden, die Theilung der Zellen und die Anordnung der Furchungselemente ist eine ganz willkürliche, eben so wie ihre Grössenverhältnisse den mannigfaltigsten Schwankungen unterworfen sind.

Der Embryo der Tänien sowohl wie der Trematoden wird aus zwei deutlich von einander geschiedenen Zelllagen gebildet; in der äusseren liegen in dem einen Fall die Chitinhaken, in dem andern ist sie entweder nur im Besitz einzelner Borstenplatten oder einer sehr reichlichen Menge von Flimmerhaaren. Ich nehme keinen Anstand sie als Ektoblast zu bezeichnen und den von ihr eingeschlossenen Zellhaufen als Entoblast.

Eine dritte auffallende Aehnlichkeit liegt in der Art und Weise des Entstehens der couche chitinogène und der Hüllmembran. Hier wie dort hüllen einige frühzeitig von den andern Embryonalzellen abgetrennte Zellen den Embryo allmählig durch Epibolie ein. Bei den Trematoden geht dieser Vorgang von den zwei kalottenförmigen Zellen aus, bei den Tänien beschreibt van Beneden dieses zwar nicht ausdrücklich, sondern sagt nur, dass 3 bis 5 Zellen die Membran bilden; einige seiner Abbildungen von der couche chitinogène (Tab. XII, Fig. 21; Taf. XIII, Fig. 23, 25, 26) zeigen aber eine so grosse Uebereinstimmung mit der von mir beobachteten Hüllmembran, dass man sie gradezu mit einander verwechseln könnte.

Auch in der couche chitinogène liegen zwei Zellen ebenso zu einander und bieten genau dasselbe Bild wie meine kalottenförmigen Zellen. Ich glaube daher nicht fehl zu gehen, wenn ich die Hüllmembran für ein Homologon der couche chitinogène halte. Die couche albuminogène fehlt dagegen den Trematoden. —

Etwas schwieriger wäre der Vergleich mit den Bothriocephalen, denn bis jetzt ist eine solche oberflächliche Schicht, in der die Chitinhaken sich bilden, bei ihren Embryonen noch nicht beschrieben worden, wenngleich man sie durch Analogie mit den Tänien stark vermuthen könnte; würde sie nachzuweisen sein, so stände einem Vergleich der flimmernden oder auch kahlen Hülle dieser Embryonen mit der couche chitineuse der Tänien und der Hüllmembran der Trematoden nichts im Wege. —

Wir würden demnach sowohl bei den Cestoden als auch bei den Distomeen einen aus Ekto- und Entoblast bestehenden Embryo haben, der mit einer oder mehreren Hüllen umgeben ist, von denen die couche chitineuse der Taenien und das Flimmerkleid der Bothriocephalen der Hüllmembran der Distomeen und überhaupt der Trematoden gleichzustellen ist.

Damit ist natürlich nicht gesagt, dass das bei den Cestodenembryonen zwar noch vorhandene Ektoderm nicht späterhin völlig verschwinden kann. Schon seit längerer Zeit hat Schneider und Leuckart den Mangel eines Ektoderms bei den Cestoden behauptet, eine Annahme, die in einer neuen Arbeit von Dr. Zoltan von Roboz (44) bestätigt wird.

Die Körperbedeckung der Cestoden wird nach Angabe dieser Autoren nicht von einem Epithel, sondern nur von einer einfachen Cuticula gebildet, die unmittelbar dem mesodermalen Bindegewebe aufliegt. Dieselbe ist folglich nicht mit der Cuticula der Planarien zu vergleichen, bei welchen sich unter ihr noch ein deutliches Cylinderepithel vorfindet, sondern kann nur als Homologon der Basalmembran dieser Würmer aufgefasst werden.

Ein Ektoderm würde den Bandwürmern demnach also vollständig abzusprechen sein.

Um diese aus der Anatomie erwachsener Thiere sich ergebenden Resultate im Einklang mit der Entwicklungsgeschichte zu bringen, nimmt Leuckart (38. p. 417) an, dass die den Bothriocephalenembryo umgebende und später von ihm abgeworfene Hülle den morphologischen Werth eines äussern Keimblattes besitzt.

So ausserordentlich auffallend und überzeugend nun auch für mich die Uebereinstimmung in der Entwicklung der Hüllmembran und der couche chitineuse gewesen sind, so ist es ja trotzdem doch nicht unmöglich, dass diese Aehnlichkeit nur durch Zufall hervorgerufen ist, und dass die äussere Zellschicht des Tänienembryos nicht dem Ektoderm des aus dem Ei geschlüpften Tre-

matoden, sondern erst der darauf folgenden Lage „epithelartiger Zellen“ gleich zu setzen ist.

Bei dieser Art der Anschauung und in Uebereinstimmung mit der Leuckartschen Auffassung würden dann allerdings die Embryonen der Trematoden und Cestoden beim Eintritt in das Wohnthier gleichmässig des Ektoderms verlustig gehen. Dem bewimperten oder unbewimperten Ektoderm der Trematoden würde sonach die flimmernde oder nicht flimmernde Hülle der Bothriocephalen und die couche chitineuse der Tänien, der Hüllmembran dagegen die couche albuminogène entsprechen, während eine diesen Embryonalhüllen an die Seite zu stellende Membran bei den Bothriocephalen entweder fehlt oder bis jetzt noch nicht beobachtet ist.

Es bedarf weiterer Untersuchungen namentlich bei den Band würmern, um festzustellen, welche von den beiden eben erwähnten Anschauungen Anspruch auf grössere Wahrscheinlichkeit machen darf.

Grade die Frage, ob es wirklich das Ektoderm ist, das abgeworfen wird, ist von nicht zu unterschätzender Bedeutung. Würde sie auch bei den Cestoden bejaht werden, so wären diese also neben den Distomeen die einzigen Thiere, bei denen der Verlust eines ganzen Keimblattes wirklich stattfindet, da Kleinenbergs Angaben über das Abwerfen des Ektoderms bei Hydra vielleicht doch noch einer Revision bedürfen.

Litteratur.

Trematoden.

1. Zeder. Nachträge zu Gözes Naturgeschichte der Eingeweidewürmer 1800.

2. Mehlis. Okens Isis 1831.

3. Bojanus S. H. Notize sur les Cercaires. Okens Isis 1831.

4. Nordmann. Mikrographische Beiträge 2tes Heft 1832.

5. C. Th. v. Siebold. Helminthologische Beiträge. Archiv für Naturgeschichte 1835.

6. C. Th. v. Siebold. Helminthologische Beiträge. Müllers Archiv 1836.

7. C. Th. v. Siebold. Burdachs Physiologie III 2te Auflage 1837.

8. Creplin. Erschs und Grubers Encyclopädie 1te Section Bd. XXIX. Artikel Distomum 1837.

9. Creplin. Frorieps neue Notizen Bd. VII 1838.

10. Steenstrup. Generationswechsel 1842.

11. Filippi. Lettre à Monsieur Edwards. Annal. Scienc. nat. 4te Serie A. III.

12. A. Kölliker. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Müllers Archiv 1843.

13. Dujardin I. Histoire des Helminthes 1845.

14. C. Th. v. Siebold. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere 1848.

15. C. Th. v. Siebold, Gyrodactylus (elegans) ein ammenartiges Wesen. Zeitschrift f. wiss. Zool. 1ter Bd.

16. Albertus Thaer. De Polystomo appendiculato. Dissertatio inauguralis. Berol. 1851.

17. H. Aubert. Ueber das Wassergefässsystem, Geschlechts-

verhältnisse und Entwicklung des Aspidogaster conchicola. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1854.

18. H. Aubert. Ueber die Embryologie von Aspidogaster conchicola 1855.

19. Moulinié. Résumé de l'histoire du développement des Trématodes Endo-Parasites. Mémoires de l'institut national génévois. Tome III 1855.

20. Wedl. Zur Ovologie und Embryologie der Helminthen. Sitzungsbericht der k. k. Akademie der Wissenschaften zu Wien. 1855.

21. G. Wagener. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer. Eine von der holländischen Societät der Wissenschaften zu Haarlem 1855 gekrönte Preisschrift. 1857.

22. H. Pagenstecher. Trematodenlarven und Trematoden. Heidelberg 1857.

23. G. Wagener. Helminthologische Bemerkungen aus einem Sendschreiben an C. Th. v. Siebold. Zeitschrift f. wiss. Zoologie 1858.

24. G. R. Wagener. Ueber Gyrodactylus elegans (Nordm). Archiv für Anatomie und Physiologie 1860.

25. J. van Beneden. Mémoires sur les vers intestinaux. Supplément aux comptes rendus de l'académie des sciences. Paris 1861.

26. R. Leuckart. Berichte über die Leistungen etc. Archiv für Naturgeschichte 27ter Jahrgang 1862.

27. R. Leuckart. Die menschlichen Parasiten 1ter Band 1863.

28. Ed. van Beneden. Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Bruxelles 1870 Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers, publiés par l'académie royale. Tome XXXIV 1867—1870.

29. E. Metschnikoff. Embryologisches über Gyrodactylus. Bullet. Acad. Imp. St. Petersbourg. Tome XIII 1869—70.

30. R. v. Willemoes-Suhm. Zur Naturgeschichte des Polystomum integerrimum. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Vol. XXII 1872.

31. R. v. Willemoes-Suhm. Helminthologische Notizen III. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. XXIII 1873.

32. E. Zeller. Untersuchungen über die Entwicklung des Diplozoon paradoxum. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Vol. XXII 1872.

33. E. Zeller. Untersuchungen über die Entwicklung und

Bau des Polystomum integerrimum. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Vol. XXII 1872.

34. E. Zeller. Weitere Beiträge zur Kenntniss der Polystomeen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Vol. XXVII 1876.

35. v. Linstow. Ueber die Entwicklungsgeschichte des Dist. nodulosum Zed. Arch. für Naturg. Bd. 1. 1873.

36. v. Linstow. Helminthologische Studien mit Tafel I und II. Archiv für Naturg. 1tes Heft. 1882.

37. R. Leuckart. Zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels. Archiv für Naturg. 1tes Heft. 1882.

Cestoden.

Ausser No. 12, 21, 27, 28:

38. v. Leuckart. Die Parasiten des Menschen. 2te Aufl. 1ter Bd. 2te Lieferung. 1880.

39. Knoch. Die Naturgeschichte des breiten Bandwurms (Bothriocephalus latus) mit besonderer Berücksichtigung seiner Entwicklungsgeschichte. Mémoir. Acad. Imp. St. Pétersbourg VIIte Serie. Tome V 1863.

40. Metschnikoff. Observations sur le développement des quelques animaux (Bothriocephalus proboscideus) Bull. Acad. Impe. St. Petersbourg. 1869.

41. Salensky. Ueber den Bau und Entwicklungsgeschichte der Amphylina. Zeitschrift für wiss. Zoolog. Vol. XXIV. 1874.

42. E. van Beneden. Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. Archive de Biologie. Vol. II 1881.

43. Moniez. Mémoires sur les Cestodes. 1881.

44. Zoltàn von Roboz. Beiträge zur Kenntniss der Cestoden. Mittheilungen aus dem zoolog. Institut der Universität Heidelberg. 1882.

Dicyemiden.

45. Ed. van Beneden. Recherches sur les Dicyémides. Bruxelles 1876. Bulletins de l'Academie royale de Belgique. 2te Serie T. XLI No. 6 und T. XLII No. 7. 1876.

46. Ed. van Beneden. Contribution à l'histoire des Dicyémides. Archives de Biologie publiés par Ed. van Beneden et Charles van Bambeke. Tome III Fascicule I.

47. C. O. Whitman. A Contribution to the Embryologie, Life-history and Classification of the Dicyemides. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. 4ter Bd. 1tes Heft. 1882.

Orthonectiden.

48. Metschnikoff. Zur Naturgeschichte der Orthonektiden. Zoologischer Anzeiger II 1879.

49. Julin. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides. Archives de Biologie.

Nemertinen.

50. C. K. Hoffmann. Zur Anatomie und Ontogenie von Malacobdella. Niederländisches Archiv für Zoologie. Bd. IV 1tes Heft. 1877.

Turbellarien.

51. A. Lang. Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. III.

Tafelerklärung.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

bp. Borstenplatten.
d. Darm.
dt. Dotter.
dtz. Dotterzellen.
dz. Darmzellen.
ebz. Embryonalzellen.
epz. Epithelartige Zellen.
es. Eischale.
ez. Eizelle.
f. Falten im Ektoderm.
gf. Gefässe.
gh. Gallerthülle der Eischaale.
hm. Hüllmembran.
hmz. Zellen in der Hüllmembran.
k. Kerne im Darminhalt.
kbz. Kalottenförmige Zellen.
kbp. Kerne in den Borstenplatten.
kz. Keimzellen.
p. Augenartiger Pigmentfleck.
r. Rüssel.
sd. Schaalendeckel.
sk. Schlundkopf.
so. Schlauchförmiges Organ.
Ec. Ektoblast.
En. Entoblast.
Ecd. Ektoderm.

Sämmtliche Figuren wurden mit dem Prisma und bei einer Vergrösserung von 750 $\times$ (Hartnack Objectiv 10. Immers. und Ocul. 3) gezeichnet, eine Ausnahme machen davon nur Fig. 25, 26, 28, 29, 30, 31 auf Tafel II und Fig. 1—8 auf Tafel III, die nur 600 $\times$ vergrössert sind (Hartn. Immers. 10 Ocul. 2).

Alle Präparate waren durch Härtung in 1 bis 2% Osmiumsäure und Färbung mit Pikrokarmin, sogenanntem „saurem Karmin" oder alkoholischem Boraxkarmin hergestellt. Konservirt wurden sie in Glycerin.

Ausnahmen von dieser Präparationsmethode sind besonders bemerkt.

Taf. XIX.

Distomum tereticolle.

Fig. 1 bis 22. Verschiedene Furchungsstadien.

Fig. 1. Ei frisch untersucht.
Um die Eischaale herum befindet sich eine Gallerthülle (die bei

den übrigen Eiern nicht mehr gezeichnet ist). Eizelle mit Kern und Kernkörperchen. Im Dotter sind noch deutlich einzelne Zellen und Kerne bemerkbar.

Fig. 2. Ei in Pikrinschwefelsäure gehärtet. Der Dotter besteht zum grössten Theil noch aus intakten Zellen.

Fig. 3. Die Eizelle hat eine längliche Form.

Fig. 4. In der sehr langgestreckten Eizelle sind zwei Kerne bemerkbar.

Fig. 5. Zwei Embryonalzellen; die obere kleiner wie die untere.

Fig 6. Zwei Embryonalzellen; die obere grösser wie die untere.

Fig. 7. Zwei Embryonalzellen, von denen die untere kleiner ist und nicht in der Längsaxe des Eis liegt.

Fig. 8. Zwei und Fig. 9 drei Embryonalzellen von sehr verschiedener Grösse.

Fig. 10. Drei Embryonalzellen, von denen eine auf den beiden andern liegt.

Fig. 11 und 12. 3 Embryonalzellen in der Längsaxe des Eis gelagert.

Fig. 13, 14, 15, 16. In diesen Präparaten besassen die Embryonalzellen eine vollkommen kugelförmige Gestalt und hoben sich sehr deutlich von einander ab.

Fig. 17. 4 Embryonalzellen.

Fig. 18. 5 Embryonalzellen. Die Zellgrenzen der beiden untern waren nach dem Dotter hin undeutlich.

Fig. 19, 20, 21. 5 und 6 Embryonalzellen theilweise von verschiedener Grösse.

Fig. 22. Die Grenzen der einzelnen Embryonalzellen waren völlig unsichtbar. x. Durch Karmin äusserst intensiv gefärbte Punkte.

Fig 23 bis 36. Kalottenförmige Zellen und Entstehen der Hüllmembran.

Fig. 23. Eine kalottenförmige Zelle.

Fig. 24. Zwei kalottenförmige Zellen.

Fig. 25. Der Dotter ist bis auf wenige Reste absorbirt. Oben zwei, unten eine kalottenförmige Zelle.

Fig. 26—31. Von der Schaale befreite Eier.

Fig. 26 und 27. Zwei noch sehr junge Eier, bei denen sich jedoch die kalottenförmige Zelle schon bemerkbar macht, die in Fig. 27 das Ei zu umwachsen beginnt.

Fig. 28. Zwei kalottenförmige Zellen.

Fig. 29. Am obern Pol zwei kalottenförmige Zellen, unten an der Seite noch eine andere Zelle der Hüllmembran.

Fig. 30. Dotter fast völlig absorbirt, oben zwei, unten etwas seitlich gelegen eine kalottenförmige Zelle.

Fig. 31. Hüllmembran schon vollständig gebildet; in ihr am obern und untern Pol die beiden kalottenförmigen Zellen und an den Seiten noch zwei andere flache Zellen.

Fig. 32. Ein frisch untersuchtes Ei, das sich durch die Grösse der beiden kalottenförmigen Zellen am obern Pol auszeichnet.

Fig. 33, 34, 35, 36 zeigen das allmählige Umwachsen der Hüllmembran. Fig. 33 bis 35 sind nach Präparaten gezeichnet, welche durch Maceration während 20—30 Minuten in $\frac{1}{2}\frac{0}{0}$ Kochsalzlösung, die etwas mit Essigsäure versetzt war, und späterer Osmiumsäurehärtung erhalten waren. Fig. 36 ist ein Pikrinschwefelsäurepräparat.

Fig. 33. Die Hüllmembran, vorläufig erst aus den beiden kalottenförmigen Zellen gebildet, hat nur die Embryonalzellen umwachsen, während der Dotter wie ein Pfropf aus ihr hervorragt.

Fig. 38. Die Hüllmembran, in der sich ausser den kalottenförmigen Zellen noch je zwei andere auf jeder Seite vorfinden, ist in ihrer Umwachsung weiter vorgeschritten. Auf der linken Seite hat sie sich vom Dotter abgelöst.

Fig. 35. Die Umwachsung ist vollendet, während der Dotter noch nicht völlig absorbirt ist.

Fig. 36. Die fertige Hüllmembran umschliesst einen soliden Haufen von Embryonalzellen. Der Dotter ist bis auf geringe Reste, die sich zwischen Membran und Embryonalzellen in einer ganz flachen Schicht ausgebreitet vorfinden, verschwunden.

Fig. 37—43. Auftreten des Ektoblastes und Bildung der Borstenplatten.

Fig. 36. Vom Ektoblast sind nur die Kerne sichtbar, die sich durch ihre Grösse und Form von denen der Entoblastzellen unterscheiden.

Fig. 38. Um die Kerne herum wird ein heller Saum sichtbar.

Fig. 39. Der helle Saum ist mächtiger geworden und umgiebt das ganze Ei.

Fig. 40. Das Ektoblast bildet schon eine deutliche Membran, in welcher die Grenzen der sie zusammensetzenden Zellen kaum noch zu erkennen sind.

Fig. 41. Ein ähnliches Ei, das aber in der Schaale liegt und von der Hüllmembram umgeben ist.

Fig. 42 und 43. Bildung der Borstenplatten.

Fig. 42. Im Ektoblast sind alle Zellen bis auf 8 verschwunden; letztere wölben sich über die Körperoberfläche hervor. (Es sind nur 6 Zellen gezeichnet, die zwei auf der andern Seite liegenden sind fortgelassen.)

Fig. 43. Aus den 8 Zellen sind 8 Borstenplatten geworden, die zu dieser Zeit an ihrem untern Rande etwas aufgewulstet sind (es sind ebenfalls wieder nur sechs gezeichnet). *f.* sind Falten im Ektoderm. In der Hüllmembran sind noch in diesem späten Stadium die kalottenförmigen Zellen vorhanden.

Fig. 44. Ein Ei wie es gewöhnlich nach guter Härtung ohne Schrumpfung aussieht. Neben der Hüllmembran ist schon das Ektoblast gebildet; jedoch ist es schwer zu sagen, ob die an der Peripherie des Embryos befindlichen platten Zellen zum Ektoblast oder zur Hüllmembran gehören, da letztere dem Embryo zu dicht aufliegt. Einige Entoblastzellen haben sich regelmässig angeordnet und umschliessen einen Raum, den spätern Darm, in dem nur wenige rudimentäre Kerne bemerkbar sind.

Fig. 45. Ein Embryo, bei dem das Darmlumen schon deutlich erkennbar ist.

Fig. 46. Ein reifer Embryo vor dem Ausschlüpfen in der Eischaale gehärtet.

Man erkennt in ihm den Darm, die epithelartigen Zellen, welche dem dicken, in Falten gelegten Ektoderm anliegen, und die von ihnen eingeschlossenen Epithelzellen.

Fig. 47. Ein eben ausgeschlüpfter Embryo frisch untersucht. Ihm hängt am hintern Leibesende noch die Hüllmembran an, in der sich noch einige unverbrauchte Dotterreste vorfinden. An zwei Stellen (*wz.*) war eine lebhafte Wimperbewegung zu beobachten.

Fig. 48, 49, 50, 51. Ausgeschlüpfte Larven. In allen erkennt man den Darm, die epithelartigen Zellen und die von diesen eingeschlossenen Keimzellen.

Fig. 49. Deutlicher Schlundkopf und sehr dicke in Falten gelegte Cuticula.

Fig. 48, 50, 51. Bei diesen drei Larven ist nicht nur der Rüssel, sondern auch die 4 Borstenplatten in den Körper hineingezogen, sodass letztere einen Trichter bilden, über dessen Rand die einzelnen Borsten frei herausragen.

Fig. 52. Die vier vordern Borstenplatten von oben gesehen. In der Mitte die Mundöffnung.

Fig. 53. Eine beim Zeichnen etwas vergrösserte Ansicht des Rüssels mit dem Schlundkopf.

Tafel XX.

Fig. 1 bis 8. Aus dem Ei geschlüpfte Larven von Distomum tereticolle.

Fig 1. Im hintern Theil des Körpers befindet sich scheinbar nur eine Lage epithelartiger Zellen; entweder sind dieselben durch die starke Kontraktion des Thieres, durch die auch sämmtliche Keimzellen nach vorne gedrängt sind, so stark aufeinander gepresst, dass die Zellen der beiden gegenüberliegenden Körperwände sich neben einander gruppirt haben, oder sie sind auch zum Theil nach vorne verschoben.

Fig. 2. Am hintern Ende des Körpers bemerkt man einen nicht von Keimzellen erfüllten Raum, der nur von den Epithelzellen ausgekleidet ist.

Fig. 3. Im hintern Leibesende liegen 4 Keimzellen frei im Körper, ohne von Epithelzellen umgeben zu sein. Deutlicher Schlundkopf.

Fig. 4. Das Thier hat sich sehr in die Länge gestreckt, sodass am mittleren Theil des Körpers die beiden Lagen der Epithelzellen fest auf einander gepresst liegen. Dadurch sind die Keimzellen in zwei Gruppen gesondert; eine befindet sich um den Darm herum, und die andere liegt im hintersten Ende der Larve frei im Körper.

Fig. 6. In den Darm, in welchem sich noch Kerne vorfinden, münden zwei Kanäle.

Fig 7. Färbung mit Indulin. Borstenplatten sehr deutlich. Rüssel auffallend breit.

Fig. 8. Im Darm bemerkt man 3 Kerne.

Fig. 9 bis Fig. 24. Distomum cygnoides.

Fig. 9. Die sehr dünne Eischaale ist wie bei allen Eiern von Dist. cygnoides nur mit einer Kontour gezeichnet.

In der Mitte des Eis liegt der Embryonalzellenhaufen, rings von Dotter umgeben. Die Hüllmembran selbst ist nicht wahrzunehmen, nur an den beiden Polen sind die zwei kalottenförmigen Zellen in ihr sichtbar.

Fig. 10. Die Hüllmembran selbst ist erkennbar, in ihr liegen nicht nur je zwei kalottenförmige Zellen, sondern seitlich noch eine andere flache Zelle.

Fig. 11 bis 18. Bildung des Ektoblasts und des Darms.

Fig. 11. Die Kerne der Ektoblastzellen (5 im optischen Querschnitt) sind noch ganz platt.

Fig. 12. Die Kerne sind etwas gewölbter, und man erkennt um sie herum ebenso wie bei Dist. tereticolle einen hellen Saum, der sie nach dem Ektoblast hin umgiebt; derselbe ist der Ausdruck des den Kern umgebenden Protoplasmas, das an Mächtigkeit immer mehr zunimmt. Im Entoblast, dessen Zellen bei diesem Präparat durch gegenseitigen Druck eine polygonale Form angenommen haben, haben sich einige Zellen regelmässig angeordnet und umschliessen das Lumen des Darms. Dieser zeigt die Gestalt einer Grube, welche von der durch die Ektoblastzellen gebildeten Membran überzogen wird. Im Darminhalt sind noch Kerne bemerkbar.

Fig. 13 wie Fig. 11, nur dass die Entoblastzellen wie gewöhnlich rund sind.

Fig. 14. Optischer Querschnitt eines Eis auf demselben Stadium wie das auf Fig. 12, vom obern Pol aus betrachtet. Die Hüllmembran mit einem Kern legt sich ganz dicht an die Eischaale, nur an einer Stelle hebt sie sich etwas ab. Von ihr eingeschlossen ist zunächst eine Menge Dotter, auf den centralwärts das aus 3 Zellen bestehende Ektoblast folgt. Dasselbe umgiebt die Entoblastzellen, von denen einige regelmässig angeordnet den Darm umgeben, in dessen Inhalt einige Kerne bemerkbar sind.

Fig. 15 bis Fig. 18 allmählige Umwandlung des Ektoblasts zu einer flimmernden Membran.

Fig. 15. Der Embryo bildet wegen der Anordnung der Ektoblastzellen fast die Form eines Parallelograms im Ei. Auf den jetzt schon starkgewölbten Ektoblastzellen sind einige ganz kurze und starre Flimmerhaare bemerkbar.

Fig. 16. (Etwas vergrössert beim Zeichnen.) Ein aus dem Ei gepresster Embryo. Die Entoblast-(Keim-)zellen verdecken den Darm vollkommen. Eine Ektoblastzelle hat sich etwas losgelöst.

Fig. 17 und 18. Die Ektoblastzellen haben eine homogene Flimmermembran gebildet, in der noch Kerne nachzuweisen sind.

Fig. 19 bis 24 reife Embryonen.

Fig. 19 und 20. (Indulinfärbung.) In den Darm münden zwei sich verästelnde Kanäle.

Fig. 21. Die durch die Punktirung angedeuteten Flimmerhaare sind in regelmässigen Längsreihen angeordnet. Der durchschimmernde Darm ist sehr gross.

Fig. 22. Auf jeder Seite des Darms liegt je eine grosse platte Zelle.

Fig. 23 wie Fig. 22. Durch die beiden grossen Zellen schimmern die Keimzellen theilweise hindurch. Das Thier ist schon längere Zeit im Wasser herumgeschwommen, und die Flimmermembran hat sich bis auf eine Verbindungsstelle am Rüssel völlig vom Körper abgelöst.

Fig. 24. Eine sehr langgestreckte Larve, bei der die grossen, platten Zellen nicht deutlich bemerkt werden konnten. Die Flimmerhaut hat sich ebenfalls fast ganz abgelöst. Das Thier zeigt ebenso wie die in Fig. 22 und 23 abgebildeten einen Schlundkopf.

Fig. 25 bis 27. Distomum nodulosum.

Fig. 25. Ganz junges Ei mit der noch ungefurchten Eizelle. Die Dotterzellen sind noch vollkommen intakt, so dass das Ei scheinbar wie eine Morula aussieht.

Fig. 26. Ein Theil des Dotters ist herausgepresst, wodurch die Hüllmembran und der Embryo sichtbar geworden sind. An letzterem sieht man das aus grossen gewölbten Zellen gebildete Ektoblast. *p*. Pigmentfleck.

Fig. 27. Reifer Embryo. Im Ektoderm sind noch Kerne sichtbar. *p*. Augenartiges Pigmentfleck.

Fig. 28 bis 31. Aspidogaster conchicola.

Fig. 28. Eizelle mit 2 Kernen und 2 Kernkörperchen rings von Dotter umgeben.

Fig. 29. 8 Embryonalzellen, die am obern Pol von einer kalottenförmigen Zelle bedeckt sind.

Fig. 30. Die Hüllmembran hat das ganze Ei umwachsen; in ihr sind je 2 kalottenförmige Zellen an jedem Eipol sichtbar, und ausserdem an der Stelle, wo sie sich von den Embryonalzellen abgelöst hat, noch eine andere grosse, platte Zelle.

Fig. 31. Rings um den Embryo, dessen Organisation jedoch gar nicht zu erkennen war, ist die Hüllmembran in ihrer ganzen Ausdehnung zu verfolgen.

Fig. 32 bis 35. Distomum cylindraceum.

Fig. 32. Die Embryonalzellen sind rings von Dotter umgeben.

Fig. 33. Reife Larve. Der Rüssel ist eingestülpt. Die Hüllmembran ist im Ei zurückgelassen.

Fig. 34. Abwerfen des flimmernden Ektoderms. (Frisch untersucht.)

Fig. 35. Beim Verlassen der Eischaale ist nicht nur die Hüll-

membran in ihr zurückgeblieben, sondern es hat sich auch die Flimmermembran in ihrer ganzen Ausdehnung von der Larve losgelöst. Der Rüssel ist hervorgestülpt. (Frisch untersucht.)

Fig. 36. Distomum signatum.

Larve.

Fig. 37—39. Distomum mentulatum.

Fig. 37. Späteres Furchungsstadium. Der Dotter befindet sich nur am untern Pol.

Fig. 38. An den beiden Polen des Eis sind die kalottenförmigen Zellen bemerkbar. Ob die andern platten Zellen an der Peripherie des Embryos zur Hüllmembran oder zum Ektoblast gehören, ist nicht zu entscheiden.

Fig. 39. Reife Larve.

Tafel XXI.

Fig. 1 bis 11. Distomum globiporum.

Fig. 1. 2 Embryonalzellen rings von Dotter umgeben.

Fig. 2—4. Ausnahmsweise sind die Embryonalzellen nicht völlig von Dotter umgeben.

Fig. 3. 2 Embryonalzellen, die untere mit 2 Kernen.

Fig. 5. Vorgeschrittene Furchung.

Fig. 6. Am Embryo sind die grossen gewölbten Ektoblastzellen sichtbar. Die Hüllmembran ist durch die Schrumpfung des Dotters sehr deutlich.

Fig. 7. Die Ektoblastzellen sind beim Herauspressen des Embryos theilweise von diesem losgelöst.

Fig. 8. Reifer Embryo, dessen Organisation aber wegen des ihn umgebenden Dotters nicht deutlich erkennbar ist.

Fig. 9—11. Aus dem Ei geschlüpfte Larven.

Fig. 9. Am Ektoderm sind die einzelnen dachziegelartig übereinanderliegenden Zellen noch deutlich erkennbar. Am hintern Ende des Körpers fehlen sowohl die epithelartigen als auch die Keimzellen.

Fig. 10. Das räthselhafte Organ *(so)* im hintern Leibende ist auffallend gross.

Fig. 11. Die Larve hat sich sehr kontrahirt und den vordern Theil des Körpers trichterförmig eingezogen. Der Rüssel ragt aus dieser Vertiefung wie ein Kegel hervor.

Fig. 12—14. Distomum Naja.

Fig. 12. Am Embryo sind ausser der Hüllmembran noch zwei flache Ektoblastzellen sichtbar. Der Dotter ist unterhalb der beiden kalottenförmigen Zellen angehäuft.

Fig. 13. Reife Larven.

Fig. 14. Die Embryonalzellen sind rings herum von Dotter umgeben, an dessen Peripherie sich zwei der Hüllmembran angehörende Zellen bemerkbar machen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.



Ueber
die Brustmuskulatur der Insecten.

Von

Constantin Luks.

Mit Tafel XXII und XXIII.

Die Arbeiten älterer Entomotomen, welche für die meisten anderen Gebiete der vergleichenden Insectenanatomie noch heute von weitgehendster Bedeutung sind, haben der Muskulatur nur geringe Beachtung geschenkt und übergehen diesen Abschnitt mit wenigen Worten. So führt zwar schon Duméril (2) einige Details an, da er aber weder die Muskelanatomie eines bestimmten Thieres erschöpfend behandelt, noch die Befunde aus verschiedenen Ordnungen vergleichend gegenüberstellt, ist seine Abhandlung für unsere Zwecke ziemlich wertlos. Ein Hauptgrund dafür, dass dieser Theil der Entomotomie, trotzdem Lyonet (1) bereits vor längerer Zeit auf die Muskulatur der Larve Rücksicht genommen hatte, bei der Zergliederung des vollkommenen Insect's als unwesentlich vernachlässigt wurde, dürfte vielleicht die Ansicht vieler Forscher gewesen sein, dass es überflüssig sei die Muskeln einzeln aufzuzählen und zu beschreiben, da sie in Gestalt und Stärke genau den Theilen entsprächen, denen sie eigen wären (3). Erst Strauss-Dürckheim (4) legt in seiner äusserst sorgfältigen und alle Theile des Insectenorganismus umfassenden Anatomie des Maikäfers den Grund zu einer genaueren Kenntniss der Muskulatur. Auf diese Arbeit verweisen alle späteren Entomotomen, welche die Muskeln in den Kreis ihrer Betrachtungen ziehn. Burmeister (5) führt für die meisten französischen Benennungen Dürckheim's lateinische Namen ein und hebt in sehr allgemein gehaltenen Zügen einige Verschiedenheiten in dem Bau und der Anordnung einzelner Muskeln bei verschiedenen Insectenordnungen hervor. Newport (7) giebt einen kurzen Auszug der Abhandlung

Dürckheim's, in welchem er die lateinischen Bezeichnungen Burmeister's annimmt. Selbständiger Forschung verdanken wir nur die Arbeiten von Burmeister über die Muskeln der Mundtheile von Cicada (6) und von Gerstfeldt über die saugenden Mundtheile der Insecten (9), in welcher auch der diese Organe in Bewegung setzenden Muskeln Erwähnung gethan wird. Dazu kommt in neuester Zeit ein Werk Graber's (11), der mit Hilfe älterer Arbeiten und gestützt auf eigene Untersuchungen eine zwar nicht specielle aber um so verständlichere Uebersicht der verschiedenartigen Muskelsysteme giebt und die Wirkungsweise derselben durch passende Vergleiche erläutert. Ueber einzelne Ordnungen handeln die Abhandlung Lendenfeld's (14) und die Arbeiten Poletajew's (12) und (13) von denen mir leider nur die letztere und auch diese nur im Auszuge zugänglich war. Nachdem ich so mit kurzen Worten die Literatur, welche über dieses Gebiet der Insectenanatomie besteht, angeführt habe, werde ich später noch Gelegenheit nehmen, die einzelnen Werke an passender Stelle zu besprechen.

Von meinem verstorbenen Lehrer, dem Herrn Professor Dr. Zaddach, zu einer die Brustmuskulatur der Insecten behandelnden Arbeit aufgefordert, habe ich mich zunächst bemüht, eine möglichst genaue Anatomie zu liefern, um genügendes Material für theoretische Betrachtungen zu erhalten. Hierbei sei gleichzeitig bemerkt, dass auch ich die von Burmeister eingeführten Namen benutzt habe, und, wo diese nicht ausreichten, bestrebt gewesen bin, entsprechende und im Ausdruck so allgemein als möglich gehaltene Bezeichnungen zu bilden, da ein und derselbe Muskel in den verschiedenen Ordnungen ganz andere Functionen haben kann, und deshalb ein Name, der wie die meisten Benennungen Burmeister's die Lage und Beziehung zu den Skelettheilen weit weniger als die Wirkung hervorhebt, in vielen Fällen für den homologen Muskel einer anderen Ordnung gar nicht passt. Indem ich bei der Präparation der Methode Dürckheim's folgte, habe ich das Thier durch einen senkrechten Schnitt in der Längsaxe in zwei symmetrische Hälften zerlegt und die rechte gezeichnet, und bin dann durch Entfernen der oberflächlichen Muskeln allmälich von der Medianebene bis zur Brustwand gekommen; jeder von mir beschriebene Muskel entspricht deshalb einem ihm homotypischen der linken Körperhälfte.

Mit Ausnahme der Collembolen und Thysanuren habe ich Insecten aller Ordnungen untersucht und werde zunächst aus jeder Ordnung die Anatomie je eines Vertreter's, dessen Brustmuskula-

tur mir besonders charakteristisch erscheint, klarzulegen versuchen.

Ich beginne mit den Orthopteren und Neuropteren, welche ich zusammenfasse, da neben der Aehnlichkeit in der Gliederung des Thorax die Muskeln bis auf geringe Grössen- und Lageverschiedenheiten in beiden Ordnungen übereinstimmen, und wähle als Repräsentanten dieser Abtheilung die Locusta viridissima. Die Brust ist in drei zu einander bewegliche Segmente deutlich getheilt und die Muskulatur jedes dieser einzelnen Metamere kann daher getrennt beschrieben werden. Im Prothorax liegen die Bewegungsmuskeln des Kopfes. Der elevator capitis Taf. XXII Fig. 1 *mp* entspringt auf dem Prophragma und geht gerade nach vorn bis zum Kopfe, den er hebt. Da er der Lage nach mit den Dorsalmuskeln in den beiden anderen Thoraxmetameren übereinstimmt, kann er auch musculus pronoti genannt werden. Dem Vorhergehenden parallel durch den Prothorax geht der depressor capitis Fig. 1 *dc*, welcher den Kopf nach unten beugt. Wirken diese beiden Muskeln zusammen, so wird der Kopf zurückgezogen. Daran schliessen sich zwei Rotatoren; der eine, rotator capitis internus Fig 1 *rci*, zieht sich vom Pronotum schräg durch den Prothorax nach dem Kopfe, der andere, rotator capitis externus Fig. 1 *rce*, verbindet das Prosternum mit dem Kopf. Durch Contraction je eines rotator int. und eines ext. auf verschiedenen Seiten wird der Kopf gedreht. Mit dem Mesothorax wird die Vorderbrust durch den rotator prothoracis *rp* verbunden, der sich von dem Mesosternum zum Pronotum hinzieht. Eine Befestigung des ersten Thoraxsegmentes an das zweite bewirkt auch der retractor prothoracis Fig. 1 *rtp*, der auf dem processus internus mesosterni entspringt und sich auf dem innern Brustfortsatz der Vorderbrust inserirt. Ausserdem liegen im Prothorax noch einige Muskeln Fig. 1 *lmp*, die den Dorsalventralmuskeln in den anderen Thoraxmetameren entsprechen und jedenfalls die Bestimmung haben, die anderen Rückenbrustmuskeln beim Zusammenpressen der Brust zu unterstützen. Während jene aber, wie ich später ausführen werde, die Flugbewegung indirect beeinflussen, können diese wohl nur durch Compression der Vorderbrust und der dadurch hervorgebrachten Verlegung des Schwerpunktes auf die Richtung des Fluges wirken. Die Hüftmuskeln befinden sich seitlich davon, und zwar gehen die extensores coxae Fig. 2 *ecp*, welche das Bein nach vorn und oben ziehen, von der Brustwand aus und inseriren sich auf dem vorderen Hüftrande, während die

flexores coxae, welche das Bein nach hinten und unten bewegen, von dem Bauchgrat kommen und sich an den hinteren Rand der Hüfte setzen.

Der Mesothorax wird durch drei Muskeln mit dem Metathorax verbunden. Zwischen Prophragma und Mesophragma dehnt sich der musculus mesonoti Fig. 1 *ms* aus, ein dorsaler Längsmuskel, welcher in der Mediane des Körpers verläuft; und diesem parallel zwischen dem mittleren Brustfortsatz und der furca metasterni der retractor mesothoracis Fig. 1 *rtm*. Ausserdem bringt noch ein Muskel, der rotator mesothoracis Fig. 1, 2, 3 *rm*, welcher seinen Anfang vom Metasternum nimmt und sich zur Seitenwand des Mesothorax hinzieht, eine Drehung des zweiten Thoraxsegmentes an der Hinterbrust hervor. Vom Notum bis zum Sternum sind zwei starke Muskeln ausgespannt, die Dorsoventralmuskeln oder musculi laterales mesothoracis Fig. 1 und 2 *lms*, welche an der oberen Insertionsstelle bedeutend breiter sind als an der unteren. Alle bisher beschriebenen Muskeln des mittleren Thoraxmetamers kann man als indirect wirkende Flügelmuskeln ansehn. Wenn sich die Dorsoventralmuskeln contrahiren, wird der Brustkorb von oben nach unten zusammengedrückt, der Rücken senkt sich in Folge dessen und drückt so den Flügel nach oben. Treten die Längsmuskeln in Action, so findet das umgekehrte statt; der Brustkasten wird von vorn nach hinten zusammengepresst, der Rücken gehoben und der Flügel nach unten gebracht [1]). Die ersteren können daher als Flügelheber, die letzteren als Flügelsenker betrachtet werden. Direct auf die Flügel wirken im Mesothorax zwei Muskeln. Der eine, welcher der Medianebene näher liegt, ist der Heber des Flügels, extensor alae Fig. 2 *eas*; er nimmt seinen Ursprung auf dem Mesosternum und inserirt sich auf der Flügelbasis. Der zweite tiefer liegende Flügelsenker, flexor alae Fig. 3 *fas*, geht ebenfalls vom Mesosternum aus. Die Muskulatur der Mittelhüfte steht, was die Vertheilung der Beuger und Strecker anbetrifft, in direktem Gegensatze zu den Hüftmuskeln des Prothorax. Der entgegengesetzten Bewegung des Mittelbeins entsprechend kommen hier die extensores coxae Fig. 1 *ecs* vom Bauchgrat und die flexores coxae Fig. 3 und 4 *fcs* nehmen

---

[1]) Schon Strauss-Dürckheim hat für die Wirkungsweise der oben beschriebenen Muskeln, welche besonders in den anderen Ordnungen zwei anscheinend zu einander unbewegliche Skelettheile nur in Folge ihrer Elasticität nähern, diese Erklärung gefunden; Graber veranschaulicht den ganzen Vorgang sehr passend durch den Vergleich des Brustkorbes mit einem elastischen Stahlringe.

von der Brustwand ihren Anfang. Die Muskulatur des Metathorax ist vollständig übereinstimmend mit der des Mesothorax, und ich kann diese deshalb übergehn, indem ich auf jene hinweise. Den einzigen Unterschied bildet ein Gabelrückenmuskel, musculus furcae dorsalis Fig. 1 und 2 *fd*, welcher die stark entwickelte furca metasterni mit der Seitenwand des Metathorax verbindet.

Ueber die Brustmuskulatur der Orthopteren hat, soweit ich die Literatur übersehe, nur Graber (11) gearbeitet. An einem schematisch gehaltenen Querschnitt durch die Flügelbrust einer Heuschrecke zeigt er die allgemeine Anordnung der Flügel- und Hüftmuskeln im Insectenleibe und bespricht ihre Wirkungsweise. Ausserdem werden von ihm die Hüftmuskeln genauer behandelt, welche er durch Abtragung des seitlichen und unteren Hautskelettes bloslegt.

Bei den Pseudoneuropteren bietet der Prothorax nichts bemerkenswerthes. Die Muskulatur der Flügelbrust dagegen ist von der eben beschriebenen sehr verschieden. Hier vermisst man zunächst die Längsmuskeln, und die Dorsoventralmuskeln verstärken nur die directen Flügelmuskeln. Da diese in den beiden Thoraxmetameren ausser sehr geringen Grössenunterschieden völlig gleichbedeutend sind, will ich mich begnügen sie nur in der Mittelbrust zu beschreiben. Ein mächtiger Muskel, der sich leicht in zwei zu einander fast parallel gestellte Faserpartieen zerlegen lässt, ist der extensor alae Fig. 5 *eas*, welcher an die Basis des Flügels und zwar an den ersten und dritten Strahl geheftet ist und den Flügel hebt oder streckt. Darunter liegen drei flexores alae. Zwei davon Fig 5 *fas* und Fig. 6 *fas, fas* erreichen die Stärke der Extensoren, der dritte Fig. 7 *fas* ist bedeutend schwächer und liegt nnmittelbar der Brustwand an. Diesem an Stärke gleichen die zwei rotatores alae Fig. 6 *ras* und Fig. 7 *ras*, welche in Verbindung mit den eben beschriebenen Muskeln eine Drehung des Flügels bewirken. Die Flexoren und Rotatoren setzen sich nicht an die Gelenkfortsätze des Flügels sondern an längere oder kürzere Chitinsehnen, die sich an der Insertionsstelle des Muskels becherartig erweitern. Bei den beiden grösseren Beugern sind diese Becher am Rande eingeschnitten, um die Sehnen des kleineren Flexor und des zweiten Rotator hindurch zu lassen.

Im Metathorax sind die Flügelmuskeln denen der Mittelbrust gleich, bemerkenswerth ist nur, dass der zweite Rotator Fig. 5 *ra* seinen Ursprung von einer an dem Bauchgrat entspringenden Sehne nimmt, die sich nicht zu einem Becher sondern blattförmig erweitert. Als einzigen Längsmuskel kann man den praetractor

abdominis Fig. 5 *pa* ansehn, der sich von der furca metasterni nach einer Sehne zieht, deren Ansatzpunkt auf dem Vorderrande des ersten Abdomensegmentes liegt. Die Hüftmuskeln sind sehr klein und schmiegen sich dem Sternum dicht an; da sie ausserdem seitlich von dem Brustfortsatz liegen, sind sie auf dem Längsschnitt nicht sichtbar. Die Beuger entspringen auf einer Wulst des Sternum, während die Strecker vom Bauchgrat ihren Anfang nehmen.

Die Flügelmuskeln der Libellen sind ausser von Graber (11), der sie als besonderes Beispiel für die direct auf die Flügel wirkenden Muskeln anführt, von Lendenfeld (14) beschrieben worden. Die Abhandlung des letzteren, welche diesem Gegenstande zwar eine untergeordnete Stellung zuweist, giebt eine so genaue Anatomie, dass ich die Angaben nur bestätigen kann. Das elastische Band, welches sich nach Lendenfeld auch bei der Bewegung des Flügels betheiligt, ist von mir in die Beschreibung nicht aufgenommen worden, weil es als activer Muskel wohl nicht angesehen werden dürfte.

Die Anatomie des Maikäfers von Strauss-Dürckheim (4) ist so genau und für die Brustmuskulatur der Coleopteren bezeichnend, dass ich nur deshalb noch eine Beschreibung dieser Muskelsysteme von Dytiscus marginalis gebe, weil hier in Folge der Verwachsung der Hinterhüfte mit dem Metathorax Umformungen entstanden sind, die einiges Interesse beanspruchen dürften, da sie als Rückbildungen angesehen werden können. Der Kopf erhält bei den Käfern weit mehr Muskeln als in den anderen Ordnungen. Der elevator capitis Fig. 9 *mpe,* welcher auf dem Pronotum entspringt und schräg nach vorn bis zum oberen Rande des Hinterhauptloches geht, hebt den Kopf; vor seiner Insertion verbindet er sich mit dem elevator capitis *mpi,* der von dem Prophragma aus den Prothorax durchzieht. Ihrer Lage entsprechend kann man den ersteren externus, den anderen internus nennen. Der eine rotator capitis *rc* kommt von dem vorderen Brustfortsatz und endigt an dem seitlichen Rand des Hinterhauptloches. Von den Beugern des Kopfes liegen nur diejenigen im Prothorax, welche auf die Kehlschienen wirken und so nur mittelbar den Kopf bewegen. Dazu gehört der retractor jugularis *rtj,* welcher sich von dem vorderen Brustfortsatz bis zur Kehlschiene ausspannt, und zwei elevatores jugularis *eoj* und *edj.* Die eigentlichen depressores capitis und ein rotator nehmen ihren Ursprung auf der vorderen Kehlschiene und gehören deshalb nicht mehr zu den Prothoraxmuskeln. Mit dem Mesothorax ist die Vorder-

brust durch vier Muskeln verbunden. Der retractor prothoracis superior *rtps* nimmt auf dem Vorderrande des Prophragma seinen Anfang und geht nach dem Pronotum. Der retractor prothoracis inferior *rtpi* dehnt sich dem vorigen parallel zwischen den inneren Fortsätzen der Vorder- und der Mittelbrust aus. Gehoben wird der Prothorax durch den elevator prothoracis *ep*, einen relativ schwachen Muskel, der von dem Prophragma senkrecht hinab zu dem processus internus prosterni geht. Ausserdem ist noch ein rotator prothoracis *rp* vorhanden, welcher auf dem Pronotum seine Insertion hat und auf dem Mesosternum entspringt. Die Hüftmuskeln liegen seitlich von den vorhin aufgeführten und vertheilen sich so, dass die vier flexores coxae Fig. 9 und 10 *fcp* sich an den hinteren Rand der Hüfte ansetzen und der eine extensor coxae Fig. 10 *ecp* sich nach dem Vorderrande richtet. Zwischen den Beugemuskeln der Hüfte liegt auch noch ein extensor trochanteris Fig. 10 *etp*, der in der Höhlung des trochantinus entspringt und sich in die Hüfte hinabsenkt.

Der Mesothorax wird, wenn man das letzte Thoraxmetamer als fest ansieht, durch vier Muskeln bewegt, von denen ich zunächst zwei beschreibe. Der musculus mesonoti Fig. 9 *ms* dehnt sich zwischen Meso- und Prophragma aus. Der depressor prophragmatis Fig. 10 *dp* zieht das Prophragma nach unten. Diese beiden Muskeln wirken indirect auf die Bewegung der Flügeldecken. Es giebt drei eigentliche Flügelmuskeln. Der extensor alae Fig. 9 *eas* spannt sich zwischen dem Vorderrande der Hüfte und dem Gelenkfortsatze der Flügeldecke aus; er hat mithin zwei Functionen, je nachdem durch Contraction der betreffenden Antagonisten die Insertion an der Hüfte oder an der Flügeldecke zum punctum fixum wird, hebt er die Flügeldecke oder beugt die Hüfte. Der rotator alae Fig. 10 *ras* ist ein kleiner Muskel, der sich seitlich von dem vorhin beschriebenen befindet und eine Drehung des Flügels hervorbringt, da er in schräger Richtung auf die Basis desselben wirkt. Der flexor alae ist ebenfalls sehr klein und inserirt sich neben dem rotator. Die Hüftmuskeln liegen wie im Prothorax unmittelbar der Brustwand an. Der entgegengesetzten Beinbewegung entsprechend setzen sich die drei flexores coxae Fig. 9 und 10 *fcs* an den vorderen und die beiden extensores coxae Fig. 9 und 10 *ecs* an den hinteren Rand der Hüfte. Der extensor trochanteris Fig. 10 *ets* hat dieselbe Lage wie in der Vorderbrust.

Der Metathorax der Coleopteren übertrifft an Rauminhalt die

beiden vorderen Metameren bei weitem. Wie in der Mittelbrust kann man auch hier zwischen indirecten und directen Flügelmuskeln einen Unterschied machen. Zu den ersteren gehören die folgenden, welche von Burmeister Gabelrückenmuskeln genannt worden sind Fig. 9 und 10 *fd.* Der eine verbindet den processus internus mesosterni mit dem Mesophragma, der andere ist zwischen der Brustwand und dem seitlichen Fortsatz der furca metasterni ausgedehnt, comprimirt die Brust also in horizontaler Richtung. Zu den indirecten Flügelmuskeln können auch noch zwei Bewegungsmuskeln des Mesothorax gerechnet werden: der retractor mesothoracis inferior Fig. 9 *rtmi*, welcher zwischen den Brustfortsätzen der Mittel- und der Hinterbrust liegt, und der retractor mesothoracis superior, ein sehr dünner Muskel, der vom Prophragma zum Mesophragma seitlich von dem musculus mesonoti geht. In der Mitte der Hinterbrust ist ein Längsmuskel der musculus metanoti *mt*, welcher zwischen Mesophragma und Metaphragma gleichsam als Fortsetzung des vorhin beschriebenen Muskels ausgespannt ist, und bei seiner Contraction durch Hebung des Metanotum eine Senkung des Flügels hervorbringt. Fast senkrecht zu diesem gestellt ist ein mächtiger Dorsoventralmuskel, der musculus lateralis metathoracis Fig. 10 *lmth*, welcher bei der Hebung des Flügels von dem musculus lateralis metanoti Fig. 10 und 11 *lmn* unterstützt wird. Die directen Flügelmuskeln sind nicht so zahlreich. Der mächtigste davon ist der extensor alae magnus Fig. 11 *eam*, ein grosser Muskel, der seinen Ursprung auf dem Metasternum nimmt und sich nach einer becherförmig erweiterten Sehne zieht. Auf gleiche Weise ist der zweite Streckmuskel extensor alae parvus Fig. 12 *eap* inserirt, welcher von einer Vertiefung der Hüfte kommt, bei Dystiscus aber in Folge der Verwachsung der Hinterhüfte mit dem Brustpanzer die Function der Hüftbewegung eingebüsst hat. An die becherförmig erweiterte Sehne des grossen Flügelheber setzt sich ein kleiner Muskel, der relaxator extensoris Fig. 11 *rle*, welcher dazu dient den Flügel erschlaffen zu lassen. Eine gleiche Wirkung hat ein anderer kleiner Muskel, der relaxator alae *rla*, welcher sich direct an die Basis des Flügels heftet. Der flexor alae Fig. 12 *fa* soll nach Strauss-Dürckheim aus drei Theilen bestehen, bei Dytiscus konnte ich aber nur einen finden, der von einer Leiste des seitlichen Brustskelettes nach dem Flügel geht. Die Muskeln der dritten Hüfte verhalten sich bei den anderen Käfern wesentlich ebenso wie die Muskeln der Mittelhüfte, nur sind hier ausser

dem eine doppelte Function erfüllenden extensor alae parvus noch vier Beuger und drei Strecker; bei Dytiscus sind diese Muskeln entweder zu indirecten Flügelmuskeln oder zu Trochantermuskeln geworden. So hat sich der zweite Beugemuskel Dürckheims Fig. 10 und Fig. 11 *fcm* und der vierte Fig. 12 *ecm* zu einem Adlatus des musculus lateralis metathoracis verändert, während die anderen Hüftmuskeln den Trochanter entweder beugen oder strecken helfen. Die extensores trochanteris Fig. 10 und Fig. 11 *etm* setzen sich alle an eine grosse Chitinplatte, welche durch Erweiterung einer Sehne entstanden ist. Die flexores trochanteris Fig. 10, Fig. 11 und Fig. 12 *ftm* sind weit schwächer und nehmen ihren Ursprung nur von dem Innern des verwachsenen Hüftskelettes.

Aus der Ordnung der Hemipteren habe ich nur Vertreter der Heteropteren untersuchen können. Ich werde die Brustmuskulatur von Syromastes marginatus beschreiben. Die Bewegungsmuskeln des Kopfes sind hier weit einfacher als bei den Käfern, weil die Kehlschienen fehlen. Der stärkste von ihnen ist der elevator capitis Fig. 13 *mp* dessen parallele Faserpartieen auf dem Prophragma entspringen und sich nach dem oberen Rande des Hinterhauptloches richten. Er hat zwei Antagonisten, von welchen der eine depressor capitis Fig. 13 *dc* von der vorderen Fläche des Pronotum ausgeht und vermöge seiner Lage auch als Dreher gebraucht werden kann, der andere *dc* vom processus internus prosterni seinen Anfang nimmt und mit dem Heber des Kopfes zusammen als Zurückzieher dienen kann. Dem Prosternum liegt dicht ein kleiner Muskel an, der rotator capitis Fig. 13 *rc*, welcher den Kopf dreht. Den Prothorax verbindet mit dem Mesothorax ein schwacher Muskel, der elevator prothoracis *ep*, welcher sich an das Prophragma heftet und schräg nach unten auf den Fortsatz der Vorderbrust geht, durch seine Zusammenziehung wird der Prothorax gehoben und gleichzeitig fester an das zweite Thoraxmetamer gedrückt. Er wird dabei unterstützt durch den retractor prothoracis *rtp*, der zwischen den inneren Fortsätzen der Mittel- und der Vorderbrust liegt. Die Hüftmuskeln ziehen sich zu relativ weit stärkeren Sehnen, als es in den übrigen Ordnungen der Fall ist. Namentlich zeichnen sich von den vier Beugern Fig. 13 *fcp* und den zwei Streckern des Vorderbeins die beiden stärksten Beuger und der eine Strecker *ecp* dadurch aus.

Der Mesothorax ist bei den Wanzen durch den mächtigen Längsmuskel den beiden anderen Brustabschnitten überlegen, trotz-

dem die Mittelbrust und die Hinterbrust äusserlich ziemlich gleich gross sind. Von dem Prophragma und dem Mesonotum zieht sich nach dem hier sehr entwickelten Mesophragma der musculus mesonoti *ms*, welcher wie bei den Käfern als indirecter Flügelmuskel zu betrachten ist. Seitlich von diesem und ihn senkrecht kreuzend liegt der musculus lateralis mesothoracis *lms* und Fig. 14 *lms*, welcher Mesonotum und Mesosternum mit einander verbindet. Parallel mit dem vorhergehenden durchzieht der musculus lateralis mesonoti Fig. 13 *lsn* die Brust und setzt sich an das Mesophragma an. Unter diesen Muskeln, die ebenso wie bei den vorhin angeführten Insectenordnungen nur eine indirecte Einwirkung auf die Flugbewegung haben können, da sie zwischen festen Theilen des Brustpanzers ausgespannt sind, liegen die eigentlichen Flügelmuskeln. In der Stärke steht der elevator alae Taf. XXIII Fig. 14 *eas* den mächtigen Dorsoventralmuskeln bedeutend nach und besitzt ausserdem noch die bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit, dass er seinen Ursprung auf einer langen Sehne nimmt, die sich ähnlich wie bei den Libellen zu einer becherförmigen Ansatzstelle erweitert. Der Flügelbeuger schmiegt sich der Brustwand dicht an und entspricht in seinem Ursprung und Verlauf vollständig dem dieselbe Bewegung vermittelnden Muskel der Coleopteren.

Der Metathorax hat fast dieselbe Grösse wie die Mittelbrust, wird aber durch das weit nach hinten ragende Mesophragma sehr eingeengt. Ausser dem oberen Längsmuskel, der den musculus mesonoti bei weitem nicht an Stärke erreicht, liegt auch ein unterer Längsmuskel, der Verbindungsmuskel des processus internus mesosterni mit der furca metasterni, darin und die Flügel- und Hüftmuskeln, welche den Muskeln des Mesothorax entsprechen. Was von den Hüftmuskeln des Vorderbeins oben gesagt worden ist, gilt auch für die beiden anderen Brustabschnitte. Trotz der gerade bei dem beschriebenen Insect relativ schwachen Entwickelung der Beine endigen die Muskeln, welche hier ebenso wie in allen anderen Ordnungen gerade die den Hüftmuskeln des Vorderbeins entgegengesetzte Lage haben, in sehr starken Sehnen.

Bei der Beschreibung der Brustmuskulatur der Heteropteren musste ich mich nur auf meine eigenen Untersuchungen beschränken, da eine Literatur über diesen Gegenstand meines Wissens nicht besteht.

Die Brustmuskulatur der Dipteren ist sehr verschieden von den bisher beschriebenen. Alle drei Thoraxsegmente sind zu

einem soliden Brustkorb verwachsen; es fehlen daher als Ansatzstellen der Muskeln die Einsenkungen des Rückens und nur das Mesophragma ist sehr schwach angedeutet. Bei Musca vomitoria bestehen die Bewegungsmuskeln des Kopfes nur aus einem elevator capitis Taf. XXII Fig. 17 *mp* welcher auf dem vorderen Theile des Notum entspringt und sich schräge nach vorn auf den Kopf zieht, und einem depressor capitis *dc*, welcher von dem processus internus prosterni ausgeht. Trotz dieser Einfachheit der Muskulatur kann auch eine Drehung des Kopfes dadurch hervorgebracht werden, dass der elevator der einen Seite und der depressor der anderen zusammenwirken. Den ganzen oberen Theil des Brustkorbes nimmt der musculus noti *mn* ein, dessen parallele Fasern sich von dem Notum nach dem Metaphragma und Hinterrücken ziehen. Auch die Dorsoventralmuskeln sind verhältnissmässig weit stärker als in den bisher betrachteten Ordnungen. Entsprechend den drei Thoraxmetameren kann man deutlich drei verschiedene musculi laterales thoracis Fig. 17 und 18 *lms* und *lmth* unterscheiden. Parallel mit diesen Rückenbrustmuskeln geht ein musculus lateralis noti von dem Notum aus und endigt auf dem Metaphragma. Da die unteren Brustfortsätze nicht wie die Diaphragmen fehlen, so sind hier zwei Verbindungsmuskeln vorhanden. Zwischen dem processus internus mesosterni und dem entsprechenden Fortsatz in der Vorderbrust liegt der retractor prothoracis *rtp*, und zwischen dem Fortsatz in der Mittelbrust und der furca metasterni der retractor mesothoracis *rtm*. Ausserdem habe ich bei Musca vomitoria und Asilus crabroniformis noch zwei Muskeln gefunden, die ich glaube für Gabelrückenmuskeln halten zu dürfen im Gegensatz zu der Ansicht Burmeister's, dass diese Muskeln bei den Dipteren nicht existiren. Von dem inneren Fortsatz der Mittelbrust und von der furca metasterni gehen Muskeln Fig. 17 und Fig. 18 *fd* nach der Brustwand, deren Insertionsstellen nicht an der Flügel- und Schwingkolbenbasis liegen, die also direct keinen Einfluss auf die Flugbewegung haben können. Alle vorhin aufgeführten Muskeln muss man als indirecte Flügelmuskeln ansehn. Die eigentlichen Flugmuskeln sind sehr klein und zwar ist ein extensor alae Fig. 19 *eas* vorhanden, während man zwei flexores alae Fig. 19 *fas* deutlich unterscheiden kann. Die Halteren erhalten auch einen Strecker *ea*, zwei Beuger *fa* und noch einen rotator alae *ra*. Die Hüftmuskeln der Dipteren sind verhältnissmässig schwach und liegen dicht auf dem Sternum.

Bei den Lepidopteren, wo nur der Mesothorax mit dem

Metathorax verwachsen ist, der erste Brustabschnitt dagegen von den beiden anderen deutlich getrennt ist und wenigstens bis zu einem gewissen Grade seine Selbständigkeit bewahrt, kann man wie bei den Käfern die Muskulatur jedes Segmentes allein beschreiben. Gezeichnet habe ich den Thorax von Gastropacha neustria. Ein Fehlen der Kehlschienen bedingt hier wie bei den Dipteren sehr einfache Bewegungsmuskeln des Kopfes. Von dem Pronotum geht nach dem Kopfe der elevator capitis Taf. XXIII Fig. 20 *mp* und diesem parallel von dem processus internus prosterni der depressor capitis *dc*. Ein rotator capitis Fig. 20 *rc* zieht sich von dem Pronotum aus senkrecht hinab nach dem unteren Rande des Hinterhauptloches. Daneben finden sich drei Muskeln, welche den Prothorax mit der Mittelbrust verbinden. Ein retractor prothoracis superior *rtps* dehnt sich zwischen Pronotum und Prophragma aus, ein retractor prothoracis inferior *rtpi* liegt zwischen den Fortsätzen der Vorder- und Mittelbrust und ein elevator prothoracis *ep* vereinigt das Prophragma mit dem processus internus prosterni. Als Elevator und Retractor zugleich wirkt noch ein Muskel Fig. 21 *rp*, der von dem Mesonotum kommt und sich zu dem Prothorax hinabzieht. Die Muskeln der Vorderhüfte sind klein und ordnen sich so an, dass ein extensor und ein flexor coxae Fig. 20 *ecp* und *fcp* von dem inneren Fortsatz der Vorderbrust ausgehn, die übrigen zwei Beuger und ein Strecker von der Brustwand selbst.

Der Mesothorax ist bei den Schmetterlingen das grösste Thoraxmetamer. Von der hochgewölbten Vorderseite des Mesonotum zieht sich nach dem Mesophragma ein mächtiger Muskel, der musculus mesonoti Fig. 20 *ms*. Auch der Dorsoventralmuskel Fig. 21 *lms*, welcher deutlich in zwei parallele Muskelbündel zerfällt, ist bedeutend. Diesem schliesst sich der musculus lateralis mesonoti Fig. 21 *lsn* an, dessen eine Anheftungsstelle nicht wie bei den anderen Ordnungen das Mesophragma sondern die Brustwand bildet. Von dem in diesem Brustabschnitt relativ sehr entwickelten inneren Fortsatz geht ein Gabelrückenmuskel *fd* nach der Seitenwand. Unter den grossen Seitenmuskeln liegen die Flügel- und die Hüftmuskeln. Der extensor alae Fig. 22 *eas* ist wie der entsprechende Muskel bei den Käfern gleichzeitig ein Beuger der Hüfte. Der flexor alae Fig. 23 *fas*, welcher noch tiefer liegt, ist kürzer und dicker. In einem spitzen Winkel zu diesem gelegen ist ein anderer Muskel Fig. 23 *ras*, der den Flügel beugen hilft, seiner schrägen Lage gemäss bringt er aber eine

wenn auch nur geringe Drehung des Flügels hervor und kann deshalb rotator alae genannt werden. Die Hüfte des Mittelbeins empfängt ausser dem schon vorhin angeführten extensor alae noch vier Beuger und zwei Strecker. Von den ersteren kommt einer Fig. 20 *fcs* von dem processus internus mesosterni, während die anderen Fig. 22 *fcs* ihren Ursprung auf der Brustwand nehmen. Auch einer der Extensoren Fig. 20 *ecs* entspringt auf dem mittleren Brustfortsatz. Der Trochanter erhält ebenso wie bei den Käfern einen Strecker Fig. 22 *ets* aus der Brust.

Im Metathorax ist ein musculus metanoti vorhanden Fig. 20 *mt*, aber die Dorsoventralmuskeln fehlen. Mit dem Mesothorax vermittelt die Verbindung der retractor mesothoracis *rtm*, welcher zwischen dem processus internus mesosterni und der furca metasterni liegt. Von diesem Fortsatz geht auch ein Gabelrückenmuskel Fig. 21 *fdt* nach der Thoraxwand. Der Hinterflügel empfängt einen extensor Fig. 21 *ea* und einen flexor Fig. 23 *fa*, deren Lage mit der der directen Flügelmuskeln im Mesothorax übereinstimmt. Die Hinterhüfte besitzt vier Beuger Fig. 20, 22 *fcm* und zwei Strecker Fig. 20, 22 *ecm*. Der Trochanter erhält einen Strecker aus der Brust.

Die Hymenopteren zeichnen sich wie die Dipteren durch eine weit vorgeschrittene Concentration der Brust aus und selbst das erste Abdomensegment tritt zu den Thoraxsegmenten, welche einen hoch gewölbten Brustkorb bilden. Bei Bombus lapidarius ist der Kopf durch drei Muskeln an die Brust befestigt. Der elevator capitis Fig. 24 *mp* nimmt seinen Anfang von dem Pronotum, der depressor capitis *dc* von dem processus internus prosterni und der rotator capitis *rc* entspringt auf dem Pronotum und geht die anderen rechtwinklich kreuzend nach dem unteren Rande des Hinterhauptloches. Trotzdem der Prothorax mit dem zweiten Brustabschnitt verschmolzen ist, finden sich doch noch zwei Muskeln, welche diese beiden Theile mit einander verbinden und durch ihre Contraction eine wenn auch nur geringe Gestaltsveränderung der Brust herbeiführen dürften. Ihrer Lage nach entsprechen sie dem Dreher und dem Zurückzieher des Prothorax in anderen Ordnungen Fig. 24 *rp* und *rtp*. Der obere Theil des ganzen Brustkorbes wird von dem musculus noti Fig. 24 *mn*, einem sehr starken Längsmuskel, der auf dem Notum entspringt und sich nach dem Metaphragma zieht, eingenommen. Darunter, aber nur in der Mittelbrust, liegt der fächerförmige musculus lateralis thoracis Fig. 25 *lth*. Von dem bei der Hummel stark entwickelten

mittleren Brustfortsatz begiebt sich ein Gabelrückenmuskel *fd* nach der Brustwand. Mit dem Abdomen wird der Thorax durch einen Muskel, den praetractor abdominis Fig. 24 und 25 *pa* verbunden, welcher von dem processus internus mesosterni kommt und sich an das zweite Abdomensegment ansetzt. Er ist jedenfalls identisch mit dem retractor mesothoracis der anderen Ordnungen und hat bei dem Mangel der furca metasterni eine andere Bestimmung erhalten. Die eigentlichen Flügelmuskeln sind wie bei den Dipteren sehr klein. Der Vorderflügel hat zwei Extensoren Fig. 26 *eas*, einen Flexor *fas* und noch zwei andere Muskeln *ras*, die eine Drehung des Flügels hervorbringen dürften, da sie in schräger Richtung wirken. Der Hinterflügel erhält einen Extensor Fig. 26 *ea* und einen Flexor Fig. 26 *fa*. Die Hüftmuskeln sind sehr klein und nur bei der Mittel- und Hinterhüfte auf einem Längsschnitt deutlich zu isoliren. Das erste Abdomensegment hat seinen Längsmuskel behalten, den musculus dorsalis abdominis Fig. 24 *ab*, welcher auch als indirecter Flügelmuskel thätig ist, indem er das Metaphragma nach hinten zieht und so den musculus noti bei der Compression des Brustkorbes unterstützt.

Trotzdem meine Untersuchungen sich nur auf wenige Vertreter der einzelnen Insectenordnungen beschränken und selbst nicht einmal die letzteren insgesammt berücksichtigt werden konnten, so dürfte es doch vielleicht gerechtfertigt sein, dass ich mit Hilfe der älteren Arbeiten und meiner Beobachtungen die Aufstellung einer für die einzelnen Ordnungen typischen Anatomie der Brustmuskulatur versuche, da ich, so weit es mir möglich war, aus jeder Abtheilung gerade diejenigen Thiere, welche sich in ihrer Organisation am meisten von einander unterscheiden, zergliedert und dabei gefunden habe, dass diese Muskelcomplexe in den Grenzen einer Ordnung nicht bedeutend divergiren.

Zur Bewegung des Kopfes gehören im allgemeinen drei Muskeln auf jeder Seite: ein Heber, ein Senker und ein Dreher. Bei den Orthopteren, Hemipteren und Coleopteren findet sich daneben noch ein Rotator, der entweder von dem inneren Fortsatz der Vorderbrust oder von dem Prosternum ausgeht, bei einigen Heteropteren wie Notonecta glauca, Corixa *sp*? zu fehlen scheint. Den complicirtesten Muskelmechanismus weisen die Käfer auf, wo durch Hinzukommen der Kehlplatten eine Theilung und Veränderung der Function einzelner Muskeln eintritt. Ausser dem zweitheiligen Elevator und dem vom processus internus prosterni kom-

menden Rotator inseriren sich hier alle Kopfmuskeln auf den Kehlschienen und wirken deshalb nur mittelbar als Depressoren des Kopfes. Bei den Dipteren hat eine Reduction insofern Platz ergriffen, als der Rotator fehlt; Heber und Senker haben ihre Anheftungsstellen aber so weit von der Mediane entfernt, dass auch hier, wie ich schon oben erwähnt habe, eine Drehung bewerkstelligt werden kann.

Von den Beinmuskeln liegen nur diejenigen in der Brust, welche zu der Hüfte gehen, und ihre Insertionspunkte vertheilen sich in allen Ordnungen so, dass die Strecker der Vorderhüfte sich an den vorderen, die Beuger an den hinteren Rand des Hüftskelettes ansetzen; umgekehrt ist es bei dem zweiten und dritten Beinpaare. Ob die Hüften frei sind oder nicht, ist dabei ganz gleichgültig, da auch bei ersteren die Bewegung hauptsächlich in einer Drehung um die Axe des oberen Hüftloches besteht. Eine Verschiedenheit herrscht nur in der Anzahl der einzelnen Muskeln und in Betreff ihrer Ansatzpunkte an dem Brustskelett und dessen inneren Fortsätzen.

Da aber gerade die Menge und der Verlauf dieser Muskeln in besonders innigem Zusammenhange mit der grösseren oder geringeren Ausbildung von Stützorganen steht, die selbst innerhalb einer Ordnung sehr variiren, lässt sich kein bestimmtes Gesetz dafür aufstellen, und ich muss, was die genaueren Details anbetrifft, auf den speciellen Theil meiner Arbeit verweisen. Hervorgehoben muss dabei nur werden, dass in einigen Ordnungen, den Käfern und Schmetterlingen, ein Beugemuskel der Hüfte seinen Ursprung von dem in die Brusthöhle hineinragenden Fortsatz des Flügels nimmt und deshalb gleichzeitig als Flügelheber wirken kann. Ausser den Hüftmuskeln zieht sich bei den Wanzen, Käfern und Schmetterlingen auch noch ein Strecker des Trochanter durch die Brust.

Alle anderen Muskeln sowohl diejenigen, welche innerhalb eines Brustabschnittes zwischen zwei festen Skeletttheilen ausgespannt sind, als jene, welche die einzelnen Thoraxsegmente mit einander verbinden, kann man mit den eigentlichen Flügelmuskeln in eine Gruppe zusammenfassen. Die ersteren beeinflussen indirect die Flugbewegung, indem sie theils durch Compression des elastischen Brustskelettes als Senker oder Heber wirken, theils durch Verschiebung der Thoraxmetamere gegen einander von Einfluss auf die Flugrichtung sind, die anderen, welche sich an die Gelenkfortsätze der Flügel selbst oder an Sehnen, die an den An-

griffspunkten becherförmig erweitert sind, ansetzen, dienen als unmittelbare Flügelmotoren. Diese beiden Muskelsysteme bieten durch ihre verschiedene für jede Ordnung charakteristische Vertheilung und ihr gegenseitiges Grössenverhältniss ein bei weitem höheres Interesse als die vorhin besprochenen Muskelcomplexe. Vor kurzer Zeit haben deshalb Graber (11) und Poletajew (13) auf die verschiedene Ausbildung derselben hingewiesen, und der letztere stellt die Schmetterlinge in Bezug auf die Flügelmuskeln, deren allgemeine Anordnung er kurz beschreibt, „gleichsam als Muster für sehr viele Insecten aus anderen Ordnungen im Gegensatz zu den Libellen“ auf. Wenn diese Annahme auch nicht ganz zutreffend ist, da die Lepidopteren keineswegs die einfachsten Verhältnisse in der Flügelmuskulatur zeigen, so kennzeichnet sie doch schon deutlich die beiden hauptsächlichen Differenzen in der Entwickelung der directen und mittelbaren Flügelmotoren. Wenn ich die Flügelbrust einer Libelle dem Thorax eines Schmetterlings gegenüberstelle, muss der grosse Unterschied zwischen beiden sofort bemerkbar werden; während die indirecten Flügelmuskeln in der ersteren gänzlich fehlen, spielen sie in dem letzteren eine bedeutende Rolle.

Das Resultat meiner Untersuchungen, nach welchem die Ausbildung dieser Muskelsysteme in der einzelnen Ordnung bis auf geringe Schwankungen in dem Grössenverhältniss constant ist, zwischen verschiedenen Ordnungen aber bedeutend divergirt, mag den Versuch rechtfertigen, mit der vergleichenden Beschreibung dieser Verhältnisse einen geringen Beitrag zur Beurtheilung der Insectenphylogenese zu bringen; nur als solcher mögen die unten folgenden auf so einseitiger Grundlage ohne Berücksichtigung aller anderen Organisationsverhältnisse begründeten Betrachtungen aufgefasst werden.

Nach den Ausführungen Meyers (10) hatte das Urinsect einen in drei Metameren deutlich getrennten Thorax, dessen zwei letzte Segmente unter sich gleichartige Flügel trugen. Seine Entwickelung aus einem Ringelwurm gestattet den Schluss, dass die Muskulatur der Flügel durch Differenzirung der specifischen Wurmmuskeln entstanden ist, indem die werdenden Bewegungsorgane und die sich gleichzeitig entwickelnden inneren Skelettfortsätze diesen feste Ursprungs- und Ansatzstellen darboten. Am nächsten dem Protentomon in Betreff der Flügelmuskulatur wird deshalb diejenige Insectenordnung stehen, welche darin am meisten an den Ringelwurm erinnert. Dieses trifft bei den Orthopteren

zu. Die Längsmuskeln, welche in zwei dorsalen und zwei ventralen Zügen alle drei Thoraxsegmente durchziehen, stimmen in ihrer Lage genau mit den Längsmuskeln der Ringelwürmer überein; die Dorsoventralmuskeln, welche zwischen Rücken und Brust in den einzelnen Metameren ausgespannt sind, haben die Anordnung der Ringmuskeln im Wurmkörper beibehalten. Durch Differenzirung sind aus einzelnen Parthien der letzteren die directen Flügel- und die Hüftmuskeln entstanden, die in ihrem Verlauf eine oft täuschende Aehnlichkeit mit den Rückenbrustmuskeln haben. Welchen Antheil die Muskeln an der Umformung nehmen, welche nach Grube (8) von der Mittellinie des Bauches nach den Borsten gehen, lässt sich schwer sagen, vielleicht sind sie zu Hüftmuskeln geworden, die auf dem Bauchgrat entspringen. Bei den Heuschrecken ist die Muskulatur der einzelnen Thoraxmetamere untereinander fast gleich, und von übereinstimmender Stärke, obwohl die Flügel nicht mehr ganz gleichartig sind; ausserdem halten sich die directen und indirecten Flügelmuskeln in ihrem gegenseitigen Grössenverhältniss nahe das Gleichgewicht. Schon unter den Orthopteren giebt es Insecten, die diese Uebereinstimmung der beiden Flügelbrustabschnitte nicht mehr bewahren. So hat der Metathorax von Gryllotalpa und Forficula schon bedeutend stärkere Muskeln als die Mittelbrust und bildet so gewissermassen den Uebergang zu den Coleopteren. Der Heuschrecke nahe stehen auch die Hemipteren. Während bei den Homopteren, von denen ich leider keinen Vertreter habe untersuchen können, gewiss eine in beiden Brustabschnitten gleich entwickelte Muskulatur sein wird, da die Flügel in der Grösse übereinstimmen, ist bei den Heteropteren eine, wenn auch nur geringe Veränderung dadurch eingetreten, dass das Mesophragma weit nach hinten reicht und der dorsale Längsmuskel und die Dorsoventralmuskeln in Folge dessen eine besondere Stärke erlangt haben. Dagegen sind die directen Flügelmuskeln der Hinterbrust wieder stärker und heben somit die Ungleichheit wenigstens annähernd wieder auf. Weit prägnanter erscheint das Zurücktreten des Mesothorax bei den Käfern. Hier entfaltet sich die Hinterbrust bedeutend, und die Flügelmuskulatur der Mittelbrust, welche die Deckflügel während des Fluges nur zur Veränderung des Schwerpunktes nicht zur Fortbewegung zu heben und zu senken hat, ist ungemein schwach. Die Muskeln der Flügeldecken von Cetonia, welche nach Marey (Compt. rend. T. LXXXIX p. 980) beim Fluge anliegen und nur auf die Ausspannungsaxe wirken, sind verschwindend klein; da-

gegen hat Dytiscus, wie schon aus meiner Zeichnung zu ersehen ist, wieder relativ stärkere Deckflügelmuskeln als Melolontha, welche gewiss ein kräftigeres Andrücken der bei den Schwimmkäfern gleichzeitig als Luftreservoir dienenden Deckflügel ermöglichen sollen. Doch sind diese den Leistungen proportionirte Differenzen innerhalb derselben Ordnung weit geringer als die Abweichung von anderen. Bei den übrigen Insecten tritt im Gegensatz dazu der Metathorax zurück, die Mittelbrust entwickelt sich bedeutend und die directen Flügelmuskeln werden mehr verdrängt. Wie Forficula den Uebergang von den Heuschrecken zu den Käfern vermittelt, so tritt hier die Familie der Phryganiden ein, bei der das zweite Thoraxmetamer schon an Rauminhalt die Hinterbrust übertrifft. Daran schliessen sich die Planipennien und endlich die Lepidopteren, welche die Verschiedenheit der beiden Flügelbrustabschnitte weit deutlicher zeigen. Der Mesothorax ist bedeutend grösser als die beiden anderen Brustsegmente zusammen, und der grössere Theil von ihm wird durch die indirecten Flügelmuskeln ausgefüllt. In den Ordnungen der Hymenopteren und Dipteren endlich ist die Umgestaltung bis zum Extrem gediehen. Die beiden Flügelpaare der Hymenopteren und das Flügel- und Schwingkolbenpaar der Zweiflügler werden gleichzeitig durch die hier zur höchsten Entwickelung gelangten indirecten Muskeln bewegt. Der mächtige Längsmuskel und die compacte Masse des Dorsoventralmuskels der Mittelbrust nehmen fast den ganzen inneren Raum des Thorax ein, so dass die directen Flügelmuskeln auf eine kleine Lücke dicht an der Brustwand zurückgedrängt sind. Ein wesentlich anderes Bild giebt die Brustmuskulatur der Pseudoneuropteren. Bei den Libellen ist die Flügelbrust, welche wie bei den Orthopteren aus zwei deutlich getrennten Segmenten besteht, mit Muskeln ausgefüllt, die sich senkrecht oder schräge zwischen Notum und Sternum ausspannen. Die Längsmuskeln scheinen ganz zu fehlen und die eben erwähnten Dorsoventralmuskeln lassen bei genauerer Untersuchung deutlich erkennen, dass sie sich direct an die Flügelbasis oder an Sehnen von Chitin, die sich an den Insertionsstellen des Muskels becherförmig erweitern, ansetzen. Die dorsalen Längsmuskeln sind aber nicht vollständig verschwunden, wenn sie auch ihre Function eingebüsst haben sollten; denn ich habe in einem Falle bei Libellula depressa zwei Längsmuskeln, die sich von der Mediane der Hinterbrust nach hinten und den Seiten ziehen, constatiren können. Die indirecten Flügelmuskeln fehlen hier, indem sie sich zum grössten Theil zu directen

umgestaltet haben. Nach den oben beschriebenen Differenzen in der Flügelmuskulatur kann ich die Pterygoten in zwei Gruppen theilen. Zu der einen gehören allein die Libellen, welche die directen Flügelmuskeln auf Kosten der indirecten ausgebildet und vergrössert haben, die andere umfasst alle übrigen Ordnungen, welche das entgegengesetzte Princip befolgen. In der letzteren übertrifft bei den Orthopteren und Coleopteren die Muskulatur der Hinterflügel an Stärke diejenige der Mittelbrust, während die meisten Neuropteren, die Lepidopteren, Hymenopteren und Dipteren die mittelbar wirkenden Flügelmotoren der Mittelbrust besonders entwickeln. Die Wanzen sind in dieses System nicht leicht einzureihen; in den Grössenverhältnissen der beiden Flügel tragenden Segmente zu einander stehen sie zwischen den Heuschrecken und den Neuropteren, andere Gründe jedoch, die ich gleich erörtern werde, bestimmen mich, sie den Coleopteren nahe zu stellen.

In einigem Zusammenhange mit der Entwickelung und Umgestaltung der Flügelmuskeln steht die mehr oder weniger vorgeschrittene Concentration der Brustringe und die Ausbildung der Flugorgane. Während bei den Orthopteren alle drei Thoraxsegmente gegen einander frei beweglich sind, ist es bei den Coleopteren nur der Prothorax. Bei den Lepidopteren ist auch die Vorderbrust an den Thorax gebunden, bewahrt jedoch noch eine gewisse Selbstständigkeit. Die Dipteren und Hymenopteren dagegen haben einen aus allen Brustsegmenten gebildeten festen Brustkorb, der bei den letzteren noch durch das erste Abdomensegment verstärkt wird. Die Hemipteren nehmen auch hier eine Mittelstellung ein, da der Prothorax meist frei ist, aber auch gebunden sein kann. Was die Ausbildung der Flugorgane anbetrifft, so findet man, worauf schon Graber aufmerksam gemacht hat, dass bei den Insecten, welche sich durch andere Organisationsverhältnisse als höher entwickelt zeigen, ein Flügelpaar verkümmert, ja sogar theilweise seine Function der Fortbewegung einbüsst. Die Orthopteren, Heteropteren und Coleopteren suchen dieses Ziel durch Umgestaltung der Vorderflügel zu erreichen. Die Vorderflügel der Orthopteren nehmen keinen so grossen Antheil an der Flugbewegung wie die Hinterflügel und haben schon eine pergamentartige Beschaffenheit. Bei Gryllotalpa und Forficula tritt dieser Unterschied am schärfsten auf. Die Wanzen haben schon zu Halbdecken umgewandelte Vorderflügel. Bei den Käfern endlich haben diese ihre ursprüngliche Bestimmung ganz verloren und dienen nur zum Schutz der weichen Hinterflügel

und zur Bestimmung der Flugrichtung. Auch die Familie der Strepsipteren muss hierher gerechnet werden, da bei dieser bekanntlich die Vorderflügel sehr klein und eingerollt sind, und die Hinterflügel allein zum Fluge gebraucht werden. Bei den anderen Ordnungen findet das entgegengesetzte statt, die Hinterflügel verkümmern. Aus der Ordnung der Neuropteren weisen nur die Planipennien darauf hin. Deutlicher tritt der Unterschied beider Flügel bei den Lepidopteren auf, wo der bedeutend schwächere Hinterflügel durch Häckchen mit dem Vorderflügel befestigt ist und somit an dessen Bewegung theil nimmt. Unter den Hymenopteren zeigen die Tenthrediniden am wenigsten dieses Verhalten weit mehr die Bienen und Hummeln. Am weitesten sind die Dipteren vorgeschritten, deren zweites Flügelpaar, zu den Schwingkolben verkümmert, nur noch wie die Flügeldecken der Käfer auf die Richtung des Fluges wirkt.

Die Palaeontologie, welche in Betreff der Insecten, soviel ich weiss, leider noch sehr lückenhaft ist, bezeichnet die Orthopteren als die ältesten Kerfe, welche in den Steinkohlen der devonischen Zeit ja sogar schon im Silur vorkommen sollen. Diesen schliessen sich dann die anderen Insecten ohne und mit unvollständiger Verwandelung an, und erst in weit späterer Zeit treten die echten Metabolen auf. Wir hätten also die interessante Thatsache, dass das Anfangsglied der einen Entwickelungsreihe, nämlich die Heuschrecken, mit besonderer Constanz ein Merkmal des Stammthieres beibehält trotz einer relativen Schwankung in der äusseren Bildung der Flugorgane; die Libellen dagegen es schon in frühester Zeit im höchsten Grade differenzirt haben, wohin auch schon die Larven weisen, welche Taf. XXII, Fig. 8 mit kaum erkennbaren Flügelansätzen bereits dieselben Muskeln zeigen, welche die Imago hat.

Wenn man die übrigen Insectenordnungen als Entwickelungsreihe nach dem Orthopterentypus auffasst, so kann die Behauptung aufgestellt werden: Die Abkömmlinge des Protentomon haben sich, was die Flügelmuskulatur anbetrifft, nach zwei verschiedenen Richtungen entwickelt; während die einen die indirecten Flügelmuskeln fast vollständig unterdrücken, erscheint bei den anderen das entgegengesetzte, die mittelbar wirkenden Flügelmuskeln werden auf Unkosten der directen vergrössert, was in der Hymenopteren- und Dipterenbrust zur Vollendung gelangt.

Literatur.

1. Lyonet. Traité anatomique de la Chenille, qui ronge le bois de saule. La Haye. 1762.

2. Cuvier. Leçons d'anatomie comparée recueillies et publiées par Duméril et Duvernoy. vol. I. 1800.

3. Kidd. On the Anatomy of the Mole-cricket. Philo. Transact. 1825. II.

4. Strauss-Dürckheim. Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés, auxquelles on a joint l'anatomie descriptive du Melolontha vulgaris. 1828.

5. Burmeister. Handbuch der Entomologie. Bd. I. 1833.

6. Burmeister. „Rhynchota" im zweiten Band des Handbuches. 1835.

7. Newport. „Insecta" in: Cyclopaedia of anatomy and physiology. vol. II. 1839.

8. Grube. Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. 1838.

9. Gerstfeldt. Ueber die saugenden Mundtheile der Insecten. 1853.

10. Meyer. Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten. Jen. Zeitschr. Bd. X.

11. Graber. Die Insecten. 1877.

12. Poletajew. Du développement des muscles d'ailes chez les Odonates. Extr. des Horae Soc. Entomol. Ross. T. 16.

13. Poletajew. Ueber die Flügelmuskeln der Rhopaloceren. Auszug im Zoolog. Anz. III. Jahrg. Nr. 54.

14. Lendenfeld. Der Flug der Libellen. Sitzungsber. Akad. Wissens. Wien. 83. Bd.

Tafelerklärung.

Für alle Figuren gelten folgende Bezeichnungen.

ab musculus dorsalis abdominis.
dc depressor capitis.
dp depressor prophragmatis.
ea extensor alae metathoracis.
eam extensor alae magnus metathoracis.
eap extensor alae parvus metathoracis.
eas extensor alae mesothoracis.
ecm extensor coxae metathoracis.
ecp extensor coxae prothoracis.
ecs extensor coxae mesothoracis.
edj, *eoj* elevatores jugularis.
ep elevator prothoracis.
etm extensor trochanteris metathoracis.
etp extensor trochanteris prothoracis.
ets extensor trochanteris mesothoracis.
fa flexor alae metathoracis.
fas flexor alae mesothoracis.
fcm flexor coxae metathoracis.
fcp flexor coxae prothoracis.
fcs flexor coxae mesothoracis.
fd, *fdt* musculus furcae dorsalis.
ftm flexor trochanteris.
lmn musculus lateralis metanoti.
lmp muscus lateralis prothoracis.
lms musculus lateralis mesothoracis.
lmth musculus lateralis metathoracis.
lsn musculus lateralis mesonoti.
lth musculus lateralis thoracis.
mn musculus noti.
mp elevator capitis.
mpe elevator capitis externus.
mpi elevator capitis internus.
ms musculus mesonoti.
mt musculus metanoti.
pa praetractor abdominis.
ra rotator alae metathoracis.
ras rotator alae mesothoracis.
rc rotator capitis.
rce rotator capitis externus.
rci rotator capitis internus.
rla relaxator alae metathoracis.
rle relaxator extensoris alae.
rm rotator mesothoracis.
rp rotator prothoracis.
rtj retractor jugularis.
rtm retractor mesothoracis.
rtmi retractor mesothoracis inferior.

rtms retractor mesothoracis superior.

rtp retractor prothoracis.

rtpi retractor prothoracis inferior.

rtps retractor prothoracis superior.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch die Brust von Locusta viridissima. Rechte Körperhälfte. Vergr. $^4/_1$.

Fig. 2. Ansicht desselben Schnittes nach Entfernung der oberflächlichen Muskeln.

Fig. 3. } Die Flügelbrust allein nach Entfernung der Dorsoven-
Fig. 4. } tralmuskeln.

Fig. 5. Medianer Längsschnitt durch die Flügelbrust von Aeschna grandis. Vergr. $^3/_1$.

Fig. 6. Derselbe Schnitt, nachdem die Flügelheber entfernt sind.

Fig. 7. Derselbe Schnitt mit den dicht an der Brustwand gelegenen Muskeln.

Fig. 8. Medianer Längsschnitt durch die Flügelbrust einer Libellulidenlarve. Vergr. $^4/_1$.

Fig. 9. Medianer Längsschnitt durch den Thorax von Dytiscus marginalis. Vergr. $^4/_1$.

Fig. 10. Derselbe Schnitt nach Entfernung der oberflächlichen Muskeln.

Fig. 11. } Die Flügelbrust mit den tiefer gelegenen Hüft- und
Fig. 12. } Flügelmuskeln. *me* Exspirationsmuskel.

Fig. 13. Medianer Längsschnitt durch die Brust von Syromastes marginatus. Vergr. $^6/_1$.

Fig. 14. Derselbe Schnitt, nachdem die oberflächlichen Muskeln entfernt sind.

Fig. 15. } Ansicht der Flügelbrust mit den tiefer gelegenen
Fig. 16. } Muskeln.

Fig. 17. Medianer Längsschnitt durch den Brustkorb von Musca vomitoria. Vergr. $^6/_1$.

Fig. 18. Ansicht desselben Schnittes nach Entfernung der Längsmuskeln.

Fig. 19. Die directen Flügelmuskeln.

Fig. 20. Medianer Längsschnitt durch den Thorax von Gastropacha neustria. Vergr. $^4/_1$.

Fig. 21. Derselbe Schnitt nach Entfernung der oberflächlichen Muskeln.

Fig. 22. } Die Flügelbrust mit den der Brustwand dicht anlie-
Fig. 23. } genden Flügel- und Hüftmuskeln.

Fig. 24. Medianer Längsschnitt durch den Brustkorb von Bombus lapidarius. Vergr. $^{6}/_{1}$.

Fig. 25. Derselbe Schnitt nach Entfernung der Längsmuskeln.

Fig. 26. Die directen Flügelmuskeln.

Ueber

einige neue, von Hrn. Pechuël-Loesche aus dem Congo gesammelte Kieselschwämme.

Von

William Marshall.

(Leipzig. Zoologisches Institut).

Mit Tafel XXIV.

Exceptionelle, von der allgemeinen Regel in irgend einer Beziehung abweichende Thier- und Pflanzenformen haben bei den Naturforschern seit je ein besonderes Interesse gefunden. Das Ungewöhnliche ist immer dazu angethan, uns Menschen zu imponiren, namentlich auch das Ungewöhnliche in der organischen Welt, — tritt doch hier zu den vielen Räthseln, die ein jedes Wesen an und für sich schon birgt, ein neues, das uns fragt: wie kommt gerade dieses Geschöpf dazu, so ganz von der Schablone abzuweichen, was waren die zwingenden Ursachen hiervon und wie ist es in seiner ganzen Organisation durch dieselben modificirt? — Parasitismus, subterrane Lebensweise führen zu solchen aberranten Erscheinungen, desgleichen die Anpassung von Landformen an das Wasserleben und umgekehrt; besonders erfreuten und erfreuen sich auch solche Lebewesen einer erhöhten Berücktigung, die, zu einer Gruppe gehörig, welche sonst ausschliesslich das süsse oder salzige Wasser bewohnt, sich von dieser allgemeinen Lebensregel ihrer Verwandten emancipirt haben und umgekehrt, je nach dem, im Meer oder Süsswasser hausen. Nicht zehn neue Seemedusen hätten so viel Aufsehen erregt, wie das eine Limnocodium palustre!

So kommt es denn auch, dass man den Süsswasserschwämmen seit lange schon grosse Aufmerksamkeit geschenkt hat und dass auch kleine Beiträge zur Kenntniss dieser merkwürdigen Organismen mehr Nachsicht und eine günstigere Aufnahme zu finden hoffen dürfen, als beispielsweise etwa die Beschreibung einer Anzahl neuer Asconen oder Renieren. Diese Ueberzeugung ermuthigte mich im folgenden einige neue Spongien des süssen Wassers zur Kenntniss zu bringen, die namentlich auch durch ihre Herkunft vielleicht Anspruch auf ein gewisses Interesse machen dürften.

Allgemeiner Theil.

Bevor ich zur speciellen Beschreibung übergehe, sei es mir vergönnt, einige Bemerkungen allgemeinen Inhalts vorauszuschicken, wobei ich auf eine historische Einleitung verzichten will, da ich die Absicht habe, demnächst in einer umfangreichern Arbeit über Süsswasserschwämme hierauf zurückzukommen.

Keiner der heutigen Zoologen dürfte daran zweifeln, dass unsere Süsswasserschwämme von Meeresformen abstammen und dass sie die durch Lebensweise modificirten Nachkommen dieser sind. Es würde daher nur zu erörtern sein, wie liegen die Verwandtschaftsverhältnisse der Süsswasserspongien zu einander und zu den marinen Schwämmen und in wie weit sind jene durch den Aufenthalt im süssen Wasser verändert.

Die meisten Untersucher unserer Objecte scheinen stillschweigend der Meinung zu sein, dass alle nicht marinen Kieselschwämme nahe mit einander, jedenfalls näher als mit Meeresspongien verwandt sind und eine wohl charaktrisirte Gruppe bilden, deren Mitglieder direkt von einander resp. von einer gemeinsamen Meeresform abstammen. — Das ist möglich, — aber mehr auch nicht! —

Es ist eben so gut möglich, dass es bei den Süsswasserschwämmen mehrere Formenreihen giebt, die von verschiedenen, wenn auch immerhin nahe verwandten marinen Ahnen hergeleitet werden könnten, deren eigenthümliche Aehnlichkeiten dann mehr scheinbare, durch gleiche Anpassung erworbene, mithin auf Analogie beruhende, aber keine gemeinsam ererbten, mithin homologe wären — dass, mit anderen Worten, die Süsswasserschwämme keinen mono-, sondern einen polyphyleti-

schen Ursprung hätten. Es scheint mir wohl der Mühe werth, einen Augenblick bei dieser Betrachtung zu verweilen und das pro und contra beider Möglichkeiten abzuwägen. Wenn ich mir auch von vorn herein nicht darüber unklar bin, dass eine definitive Entscheidung mit beweisender Kraft sich vorläufig noch nicht geben lässt und sich vielleicht nie wird geben lassen, so soll mich das doch nicht abhalten, der gang und gäben Hypothese, denn mehr als eine solche ist die Annahme einer monophyletischen Familie der „Potamospongiae" auch nicht, eine andere, zwar vielleicht nicht bessere aber jedenfalls nicht schlechtere an die Seite zu setzen.

Wenn wir zunächst fragen: worin stimmen die verschiedenen Kieselschwämme des süssen Wassers überein? so lautet die Antwort: in drei Punkten; erstens sind sie Monactinelliden, zweitens bewohnen sie das süsse Wasser und drittens zeigen die meisten von ihnen neben der geschlechtlichen Fortpflanzung auch noch eine ungeschlechtliche mittelst besonderer, mit einer mehr oder weniger entwickelten Kieselarmatur versehener Sprossen (Gemmulae, Spherulae, Statoblasten etc.), die zu gewissen Jahreszeiten auf Kosten des Mutterthieres sich entwickeln und von dessen Absterben begleitet zu sein pflegen.

Die beiden ersten Punkte sind bei einer Beurtheilung der Verwandtschaftsverhältnisse der s. g. Spongillen vollständig irrelevant: selbstredend werden diese zwar mit einer Vioa oder einer noch so aberranten Monactinellide, — vorausgesetzt freilich, dass diese selbst wirklich monophyletischen Ursprungs sind, woran zu zweifeln ich nach meinen Erfahrungen alle Ursache habe, — immerhin näher verwandt sein als mit einer Tetractinellide oder Hexactinellide, aber für Erkenntniss der phylogenetischen Beziehungen der einzelnen Arten zu einander und zu den Legionen der marinen Monactinelliden (die, soweit wir bis jetzt übersehen können, mindestens 75⁰ der lebenden Kieselschwämme bilden) überhaupt ist damit nicht viel gewonnen. Den zweiten Punkt, den Aufenthalt im süssen Wasser, wird kaum jemand ernstlich als in die Wagschale fallend betrachten, daraus können wir nur entnehmen, dass es Spongien, so gut wie zahlreiche andere Salzwasserbewohner giebt, die sich in dieser Beziehung anzupassen vermögen[1]). Es

[1]) Vergl. den lesenswerthen Aufsatz von E. v. Martens im Archiv für Naturgesch. 1857 pg. 149, in dem den Spongien, die ja damals noch nicht allgemein als Thiere galten, allerdings keine Be-

blieb also nur der dritte Punkt, die Produktion von Gemmulis, den man als fundamentales Kriterium für die Zugehörigkeit einer Spongie zur Gruppe der Spongillina Carter betrachten könnte, wie Carter[1]) es thut, indem er dieselbe so charaktrisirt: „bearing seed like reproductive organs called „statoblasts“. Hiernach wären die Arten des Genus Lubomirskia aus dem Baikalsee von von vorn herein abgetrennt, denn sie haben nach der positiven Versicherung Dybowski's[2]) keine Gemmulae.

Sind nun diese Gemmulae der übrigen Spongien des süssen Wassers wirklich etwas so eminent Charakteristisches, dass sie allein im Stande sein könnten, die Verwandtschaft derselben zu constatiren, oder könnten sie nicht bei ursprünglich verschiedenen Formen, resp. bei Formen verschiedener Herkunft als jeweilige Neubildungen suis generis auftreten? Dies wäre discutirbar.

Neben der geschlechtlichen Fortpflanzung scheint eine ungeschlechtliche bei Spongien ziemlich weit verbreitet zu sein. Beobachtet wurde dieselbe, abgesehn von der Gemmulabildung bei Süsswasserschwämmen, bei Gummineen (Halisarca F. E. Schulze), Monactinelliden (Rinalda? Mereschkowsky, —), Tetractinelliden (Tethyaden, Deszö, Selenka, Percival Wright) und höchst wahrscheinlich bei Hexactinelliden, wenigstens scheinen mir die an den seitlichen Nadelbündeln von erwachsenen Rossellen von Carter[3]) beobachteten jungen Individuen in diese Kategorie der Sprossen zu gehören, wie der genannte Forscher denn auch selbst bemerkt: „it seems propable, if these (several minute specimens) do not orginate in ova which have respectively, fixed themselves there for development, that they arise from pullulation or fudding“. Ich bin jetzt sogar geneigt, die von mir in den Leibesräumen eines Exemplars von Hyalonema Sieboldi aufgefundenen früher[4]) als Embryonen bezeichnete Jugendformen als Sprossen zu deuten.

Nach Selenka[5]) besteht bei Tethya maza jede Knospe aus mindestens 500—1000 Mesodermzellen und ist es seine Ansicht,

---

rücksichtigung geschenkt ist. — Auch Semper „Existenzbedingungen“ pg. 180, 281, II, 125.

[1]) Ann. u. Mag. nat. hist. 1881. Feb. pg. 88.

[2]) Studien über d. Spong. d. russ. Reichs. Mém. d. l'acad. imp. d. sc. de St.-Petersb. VII Ser. Tom. 27. No. 6. pg. 11.

[3]) Ann. u. Mag. nat. hist. Ser. IV. Vol. 15. 1875. pg. 118.

[4]) Z. w. Z. B. 25. Suppl. pg. 216.

[5]) Z. w. Z. B. 33. pg. 473.

dass auch bei den Tethyaden ungeschlechtliche und geschlechtliche Vermehrung sich ausschliessen, er fand bei Tetilla radiata von Rio de Janeiro während der Wintermonate Juni bis August neben den Knospen keine in Furchung begriffenen Eier. Ich selbst habe Tethyen in sprossendem Zustande, sowohl lebende (auf Corfu) wie sehr gut conservirte vielfach untersucht, und besonders waren mir eine Anzahl von dem Tonga-Archipel von hohem Interesse. Dieselben waren von zweierlei Grösse, die einen hatten durchgehend ungefähr 3 ctm im Durchmesser, die anderen nur einen; im Uebrigen hatten sie ganz gleiche Skeletelemente und ganz den gleichen Bau. Das wäre nun freilich weiter nicht überraschend, — man könnte die kleineren Exemplare einfach für die jüngeren halten: mit dieser Ansicht wäre aber eine Erscheinung nicht leicht in Uebereinstimmung zu bringen, — die grossen Exemplare zeigten, so weit sie untersucht wurden, keine Geschlechtsprodukte (Eier) im Mesoderm, waren aber fast alle in verschiedenem Grade in der Knospung begriffen; die kleinen dagegen hatten ausnahmslos Eier, aber niemals Sprossen. Man könnte Angesichts dieser Thatsachen an zwei Möglichkeiten denken: einmal könnte sich die betreffende Spongie in der Jugend, vielleicht während des Sommers geschlechtlich, im Alter und Winter aber ungeschlechtlich fortpflanzen, — oder aber es könnte hier ein Generationswechsel vorliegen dergestalt, dass aus den Eiern einer geschlechtlichen kleinen Form sich eine ungeschlechtliche grössere entwickelte, aus der wieder die erste geschlechtliche Generation sprosse.

Mit diesen Sprossen der Seeschwämme lassen sich die Gemmulae der Süsswasserspongien recht wohl vergleichen: beide kommen neben den Geschlechtsprodukten und zwar zeitlich von ihnen getrennt vor, beide sind Theile des Mesoderms zunächst, die aber bei den Schwämmen des Meeres beim Loslösen an die Oberfläche treten und nackt sofort ohne, wie scheint, anhaltende Schädigung des Stammthieres ein selbständiges Leben beginnen, bei den Süsswasserspongien indessen eine Zeit lang im Innern des mütterlichen abgestorbenen Individuums eingekapselt ein latentes Leben führen. — Gewiss, — bemerkenswerthe Unterschiede, indess so gar schwer zu verstehen doch nicht: wir dürfen nur nicht aus den Augen verlieren, dass wir es hier mit Süsswasserthieren zu thun haben und dass die Existenzbedingungen für solche wesentlich andere sind als für Seethiere. Diese haben wenig oder gar nicht unter periodisch wiederkehrendem, anhaltenden Nahrungsmangel zu leiden, ihre Existenz wird nicht durch winterliche Kälte

oder sommerliche Dürre dauernd bedroht, ihre Lebensverhältnisse bleiben Monat für Monat, in der einen Jahreszeit so gut wie in der andern nahezu die gleichen, oder variiren doch zu wenig, um tief eingreifende Veränderungen in der Oeconomie dieser marinen Geschöpfe herbeizuführen. Ganz anders liegt die Sache für die im süssen Wasser hausenden Wesen, die in dieser Hinsicht vielmehr den Land- als den Meeresbewohnern gleichen.

Die einen von ihnen, den Faunen warmer Länder angehörig, sind dem Austrocknen ihres heimischen Elementes während der heissen Jahreszeit ausgesetzt und wenn dies auch nur theilweise an den Ufern und sonst hie und da geschieht, so reicht es doch und namentlich für festsitzende Thiere hin, ihnen irgend eine für die Erhaltung der Species nöthige Art Sommerschlaf anzuzüchten, den sie entweder im Ganzen latent lebend oder in Nachkommen (in Gestalt von Theilstücken ihrer selbst) zerfallen verbringen.

Was in heissen Gegenden die ausdörrende Sonnenhitze vermag, in kälteren bewirkt es die rauhe Winterszeit: in beiden Fällen wird den Thieren ein Theil und zwar ein Haupttheil ihrer Lebensbedingungen, Nahrung und daneben Feuchtigkeit resp. Wärme entzogen und in beiden Fällen entspringt aus z. Th. entgegengesetzten Ursachen ein ähnliches Resultat, — dem Sommerschlaf jener tropischen oder subtropischen Geschöpfe stellt sich, wie so oft, ein Winterschlaf der die kälteren Zonen bewohnenden an die Seite.

Die Süsswasserschwämme sinken bekanntlich während des Sommer- oder Winterschlafs nicht im Ganzen in ein latentes Leben, — diese Art der Ueberdauerung wäre vielleicht nur bei in sehr grossen Tiefen lebenden Formen, die dem Austrocknen oder der Kältewirkung wenig ausgesetzt sind, denkbar — als Ganzes gehn sie meist zu Grunde und indem sie z. Th. in Keimstücke zerfallen, führt ihr modificirter Saisonschlaf zu einer Form der Fortpflanzung.

Diese Keimstücke würden, wenn sie die nackten Theile blieben, als welche sie sich bilden, den Kräften der Hitze oder Kälte bald unterliegen, — was zur Erhaltung und Vermehrung der Art erworben wurde, würde sich schlecht bewähren, wenn nicht von Anfang an geeignete Schutzvorrichtungen gegen jene klimatische Einflüsse mit erworben wären, in Gestalt von Schalen, die den Schalen der Eier in dieser Beziehung ganz analog, den Keim vor dem Erfrieren, Austrocknen, kurz vor dem zu Grundegehn möglichst bewahren. Dergleichen geschützte Wintereier und Winter-

keime kommen bekanntlich viel vor: interessant wäre es zu wissen, ob bei Insekten z. B. mit doppelter Generation, von denen eine als Ei überwintert (es scheinen ihrer nicht viel zu sein!), diese Wintereier in Bezug auf die Dicke der Schale, Art des Untergebrachtwerdens seitens der Mutter etc. von den Sommereiern abweichen, ob es mithin einen Saisondimorphismus der Eier gäbe. Ich habe leider keine Angaben in der Litteratur finden können, wohl aber sagt z. B. Werneburg [1]) von der Schale der Schmetterlingseier überhaupt, sie sei von relativ verschiedener Dicke, „am stärksten bei jenen, die ungedeckt liegen, und unter diesen besonders stark bei denen, die den Winter über unentwickelt bleiben. So z. B. sind die Eier von Bombyx neustria, die unbedeckt überwintern, hartschaliger, als die von Bomb. dispar, die mit einer Haardecke überkleidet sind".

Mit Nichts lassen sich die Gemmulae der Spongillen besser vergleichen, als mit den Statoblasten der Süsswasserbryozoën und dieser Vergleich ist in jeder Hinsicht durchführbar und durchgeführt [2]): beide sind unter gleichen Verhältnissen erworben, beide sind behufs ungeschlechtlicher Fortpflanzung losgelöste Theile des Stammorganismus und beide stimmen in ihrem Bau bis in das Detail so sehr überein, dass Carter den einzigen Unterschied zwischen beiden in der Grösse und in der Form findet; freilich haben die Statoblasten der Moosthierchen keine Armatur von Kieselnadeln, aber doch besitzen ihre Schalen öfters eigenthümliche Vorrichtungen, die z. Th. den Leistungen jener entsprechen. Von besonderem Interesse ist die Thatsache, dass es, so gut wie Süsswasserschwämme ohne Gemmulis, auch Süsswasserbryozoën, wenn auch nicht ohne, so doch mit nur sehr gering entwickelten Statoblasten giebt. Die betreff. Schwämme sind die Lubomirskien, die zweifelsohne, wie die Seeschwämme, perennirend sein werden; zum Theil doch erreichen sie gewaltige Dimensionen, — von einer Höhe bis zu 60 ctm kommen sie vor, und es ist nicht recht wahrscheinlich, dass ein solches freies, nicht an ein zu incrustirendes Substrat, einen Pflanzenzweig etc. gebundenes Wachsthum im Laufe eines

---

[1]) Der Schmetterling und sein Leben. Berlin 1875, pg. 46.

[2]) Meyen, F. J. F., Müller's Arch. Anat. u. Physiol. 1839, pg. 83.

Carter, H. J., on the Ident. etc. of Seed like Body of Spongilla with the Winteregg of Bryozoa. Ann. u. Mag. nat. hist. Ser. III, Vol. 3. 1859 pg. 339.

Sommers vor sich gehn wird. Zwar weiss ich wohl, dass gelegentlich auch ansehnlicher Spongillenstöcke gedacht wird, aber die betreff. Mittheilungen zeichnen sich nicht durch Genauigkeit aus: wir erfahren nicht, ob jene ansehnlichen Exemplare frei wuchsen oder aber etwa einen Zweig überzogen, — was immerhin einen ganz beträchtlichen Unterschied macht, — ob sie durch und durch lebenskräftig waren oder ob nicht etwa jene Riesen eine Anhäufung verschiedener Jahrgänge waren, von denen nur der äusserste lebte. Undenkbar sind übrigens perennirende und dadurch zu bedeutender Grösse heranwachsende Individuen an geeigneten Localitäten nicht, wobei dann Gemmulabildung aufhören könnte oder, je nach dem, gar nicht erworben zu werden brauchte, wie es bei den Lubomirskien der Fall ist. Aehnlich wie diese zu den übrigen bekannten Süsswasserschwämmen verhält sich Fredericella sultana zu den andern Moosthierchen der Binnengewässer: diese ist nach W. Houghton[1]) perennirend und gewiss ist die schon von Allman nachgewiesene geringe Entwicklung der Statoblasten gerade dieser Art hierauf zurückzuführen.

So viel steht fest: Die Bildung beschalter Winterkeime ist keine ausschliessliche Eigenthümlichkeit der Spongien des süssen Wassers, bei denen sie allgemein nicht einmal vorkommt, sie findet sich in ganz derselben Weise bei so sehr verschiedenen Thieren, wie die Bryozoën sind, von andern analogen Fällen zu schweigen. Wenn aber eine so hochgradige Aehnlichkeit zwischen den Statoblasten dieser und den Gemmulis jener möglich ist, sind dann diese Gemmulae wirklich von entscheidender Bedeutung für Beantwortung der Frage nach den Verwandtschaftsverhältnissen der Süsswasserschwämme? Kaum, so wenig wie etwa die Ausbildung von Nesselorganen bei Beurtheilung der Verwandtschaftsverhältnisse niederer Wasserthiere massgebend sein kann. Was Moosthiere und Spongien unabhängig von einander erwerben konnten, das werden Mitglieder ein und derselben Ordnung erst recht sui generis erwerben können, ohne dass deshalb hiermit eine direkte Verwandtschaft zwischen ihnen bewiesen wäre.

Wenn nun also die verschiedenen Süsswasserspongien im Skeletbaue nicht nur unter sich, sondern mit der Mehrzahl der marinen Kieselschwämme im grossen Ganzen übereinstimmen: wenn weiter, wie ja doch jeder zugeben wird, das gemeinsame Vorkommen im süssen Wasser aller Analogie nach für die Erörterung

---

[1]) Ann. u. mag. nat. hist. Ser. III. Vol. 6. pg. 389.

von Verwandtschaftsverhältnissen ganz gleichgültig ist, wenn endlich den Gemmulis in jeder Hinsicht ganz analoge Gebilde so himmelweit verschiedenen Thieren, wie Bryozoën, so allgemein durch gleiche Anpassung angezüchtet werden konnten, worauf stützt sich denn da die Annahme eines monophyletischen Ursprungs der s. g. Spongillen eigentlich noch? — Wie mich dünkt „eine wohl aufzuwerfende Frage"! Man wird mit Recht von mir verlangen, dass ich meine Gründe angebe, die mich bestimmen den Süsswasserschwämmen eine polyphyletische Abstammung zu vindiciren, — es sind dies: die Verschiedenheiten der Form, die örtliche Verbreitung und beiläufig noch die für andere Thiere des süssen Wassers trotz ihrer grossen Aehnlichkeit, nothwendiger Weise anzunehmenden Abstammungsverhältnisse.

Ein künstliches System wird die Schwämme des süssen Wassers zunächst in zwei grosse Gruppen theilen: in solche ohne und in solche mit Gemmulis. Wir wollen bei unserer Betrachtung einmal gleichfalls diese Gruppen annehmen, obwohl dieselben, wie ich gleich ausdrücklich betonen will, durchaus nicht natürlich zu sein und die wahre Verwandtschaft auszudrücken brauchen.

Die erste Gruppe zerfällt in die Lubomirskien und die Potamolepiden, zu denen die neuen, später zu beschreibenden Formen und wohl auch das Genus Uruguaya Carter gehören. Was die Lubomirskien betrifft, so dürften diese die jüngsten Süsswasserschwämme sein, die gewissen marinen Formen noch ungemein nahe stehen: an sie und zwar zunächst an L. papyracea Dybowsky schliesst Potamolepis Leubnitziae sich an, aber es dürfte kaum Jemand behaupten wollen, dass diese Spongien direkt auf einander zurückzuführen sind, beide sind eben sehr ähnlich modificirte Nachkommen verschiedener, nahe verwandter mariner Kieselspongien. Die eine gehört der relativ modernen Reliktenfauna des Baikalsee's an, in dem sie neben einer ganzen Reihe von niederen Meeresthieren, ja neben Seehunden haust, die andere ist in den Congo eingewandert, in dem sie neben sehr sonderbaren, noch unbeschriebenen Bivalven von chamaartigem Habitus, die mit einer Schale festsitzen und eine schwarze Epidermis wie Najaden haben, vorkommt.

Potamolepis, namentlich der zweiten Art Pechuëlii im Habitus sehr nahe stehend scheint Uruguaya [1]) zu sein, und ich würde

[1]) Von Carter, allerdings als provisorisch aufgestelltes Genus. Ann. & Mag. nat. hist. V. ser. Vol. 7. p. 190.

die Gruppe nach diesem Genus benannt haben, wenn es nicht einen so bedenklichen aus der Geographie entlehnten Namen hätte. Einen direkten genetischen Zusammenhang zwischen diesen westafrikanischen und südamerikanischen Formen dürfte doch wohl ausgeschlossen erscheinen, denn die allerdings mannigfachen Beziehungen und Aehnlichkeiten zwischen aethiopischer und neotropischer Fauna beruhen mehr auf Analogien oder datiren aus einer Zeit zurück, wo zwischen dem Congo und dem Urugugaystrom direkte Verbindungen mittelst süssen Wassers schwerlich bestanden haben werden [1]).

Die übrigen, höchst wahrscheinlich älteren, Süsswasserschwämme haben in den Gemmulis einen gemeinsamen Charakter, den ich zwar, wie aus einander gesetzt wurde, von untergeordneter Bedeutung halte, der aber immerhin in einem künstlichen System zur Kennzeichnung dienlich ist. Es besteht diese zweite Gruppe wieder aus zwei Untergruppen: den Parmulinen und den eigentlichen Spongillen, die sich durch ihren Totalhabitus ganz ausserordentlich unterscheiden, die ersteren sind eminent rigid und zeigen auch sonst, namentlich an den Gemmulis selbst, bedeutsame Eigenthümlichkeiten, sie sind neotropisch und besonders im Amazonenstrom und seinen Nebenflüssen verbreitet.

Die zweite Untergruppe, die der Spongillen, ist circumpolar, palaeorktisch, neoarktisch, indisch und äthiopisch mit vorgeschobenen Formen bis zum Amazonenstrom einerseits (Sp. navicella, Meyenia gregaria und die Arten des Genus Tubella Carter) und bis Mauritius (Sp. Carteri), ja, was sehr merkwürdig ist, bis Australien (Meyenia Caprelli Carter) andrerseits [2]), mithin ziemlich cosmopolitisch. Für diese Formen wäre ein direkter genetischer Zusammenhang möglich, aber doch nicht wahrscheinlicher als eine spontane Bildung. Die Spongillen zeigen im Bau ihrer Gemmulae eigenthümliche und bedeutungsvolle Verschiedenheiten. Die einen (lacustris etc.) sind an das Schwimmen angepasst, andere (Sp. Carteri, nitens etc.) an das Schwimmen und an passivem Flug, wieder andere sind wesentlich schwerer (Meyenia), alle werden aber leicht durch das bekannte Transportmittel niederer Wasserorganismen, durch Vögel, von Localität zu Localität gelangen können [3]).

---

[1]) Wallace, A. R., Geograph. Verbreitung d. Thiere, deutsch von A. B. Meyer II. pg. 96.

[2]) Vergl. hier zu den Aufsatz von Carter, Ann. & Mag. nat. hist. Ser. V. Vol. 7. pg. 77 ff.

[3]) Ich behalte mir vor, diese verschiedenen Modifikationen der

Merkwürdig bleibt das Vorkommen von Sp. Carteri, — die hydro- und aërostatisch angepasste Gemmulen hat und bis jetzt nur von Indien bekannt war, aber in Afrika Verwandte (Sp. nitens aus dem weissen Nil im Leipziger Museum) besitzt, — auf Mauritius [1]), obwohl diese Insel im Südost-Passat-Gürtel und in dem sich südwärts abzweigenden Arm der von Ost nach West gehenden Passattrift liegt, — aber wir sehen, dass Mauritius, abgesehen von einzelnen autochthonen Formen, eine sehr merkwürdige Mischfauna besitzt, in der aethiopische, orientalische, ja selbst einige australische Elemente sich treffen.

Es lassen sich diese Betrachtungen in gewissem Sinne gar wohl mit denen vergleichen, die Huxley [2]) über die Herkunft und Abstammungen der Süsswasserkrebse angestellt hat. Der grosse Biolog weist nach, dass es zwei, durch gewisse Eigenschaften wohl charaterisirte Familien solcher Krustenthiere giebt, deren eine, die der Potamobiiden, die nördliche, die andere, die der Parastaciden, vicariirend bloss die südliche Hemisphäre bewohnt. Er nimmt an, dass beide Familien von einer im Meere lebenden, ziemlich verbreitet gewesenen Urform, die er Protastacus nennt, abstammen, die in die süssen Gewässer eingewandert sei und sich hier im nördlichen Theile der Erde zum Ahnen der Potamobiiden im südlichen der Parasticiden differenzirt habe, d. h. also: die Flusskrebse sind trotz ihrer Verschiedenheiten monophyletischen Ursprungs [3]). —

Es ist nun freilich, nach meiner Meinung, sehr gut möglich, dass jener hypothetische Protastacus schon als Meeresbewohner in zwei, drei oder noch mehr etwas verschiedenen Formen, Localrassen oder wie man sonst will, existirt habe, die nach dem Uebergang in ein verändertes Lebensmedium sich noch weiter an dieses angepasst haben. Für eine ganze Reihe anderer Geschöpfe des süssen Wassers, deren geographische Verbreitung sonst ganz unverständlich wäre, wie für die Crocodile, zahlreiche Fische etc. etc., müssen wir zu ähnlichen im Meere gelebt habenden Vorfahren unsere Zuflucht nehmen.

Gemmulen und ihre wahrscheinlichen Ursachen in einer späteren Arbeit zu behandeln.

[1]) Nach einer gefälligen schriftlichen Mittheilung von Herrn Carter.

[2]) Proc. zool. Soc. London 1878, pg. 752.

[3]) Vergl. hierzu auch: v. Jhering, die Thierwelt der Alpenseen und ihre Bedeutung für die Frage nach der Entstehung der Arten in: Nord und Süd. B. X. 1879. p. 242.

Für die Erklärung der Herkunft der Süsswasserschwämme liegen, wie ich glaube, die Verhältnisse viel günstiger: hier haben wir in Wahrheit noch lebende meerbewohnende Formen, die mit jenen, wie gleich gezeigt werden soll, bis auf wenige und geringe, nicht schwer zu verstehende Unterschiede, vollständig übereinstimmen, — es ist uns in diesem Falle erspart, einen Ahnen zu reconstruiren, was ja immerhin sein Missliches hat.

Wenn wir uns nach Formen mariner Schwämme, welche Ahnen der Süsswasserspongien sein könnten, umsehen, so müssen wir von vornherein die Hexactinelliden, Lithistiden und Tetractinelliden, vielleicht weniger wegen der Bildung ihrer Skeletelemente als wegen ihres Vorkommens in mehr tiefem Wasser, aus dem Spiele lassen, und drängen sich uns von den übrig bleibenden Monactinelliden die Renieren in erster Linie und gleichsam von selbst auf. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese Schwämme in der Gegenwart in einer äusserst lebhaften Anpassung begriffen sind: in ihnen haben wir eine Gruppe, in der trotz starker Differenzirung die einzelnen Formen auf das mannigfachste mit einander verbunden sind, — noch nicht lange wird der Kampf um's Dasein zwischen ihnen in einem so hohen Grade gekämpft werden, durch den es erst im Laufe der Zeiten nach fundamental veränderten Lebensbedingungen dahin kommen wird, dass die überlebenden Mitglieder der Gruppe, gleichsam die aus einer Fluth als Inseln ragende Bergspitzen eines versunkenen Landes, sich als scharf abgeschlossene Species wohl charakterisirter Genera repräsentiren. Renieren sind in allen Meeren, von den Tropen bis Grönland und Kerguelen verbreitet, — sie finden sich (Pellina profunditatis O. Schm.) von einer Tiefe von 324 Faden [1]) an bis soweit, wie überhaupt für echte Wasserthiere die Existenz noch möglich ist. Von Reniera caruncula der englischen Küste sagt Norman [2]): „on rocks between tide-markes. This is one of the regular tide-mark sponges", — an Enoshima's felsiger Küste traf Döderlein [3]) Renieren an Stellen, wo bei der Ebbe „eben das Wasser noch hinspritzt"; auch die mediterrane Reniera littoralis [4]) geht nur wenige Fuss unter die Oberfläche des Wassers hinab

[1]) Schmidt, Spongien-Fauna des atlant. Gebietes pg. 42.

[2]) Bowerbank, Brit. Sponges. Vol. IV (Supplem.) ed. by A. M. Norman, pg. 81.

[3]) Archiv f. Naturgesch. 1883. pg. 111.

[4]) Keller, C., Z. f. w. Z. Bd. 30, pg. 580.

und B. luxurians wird sogar oft bei der Ebbe trocken gelegt [1]). Dabei sind diese Schwämme stets reich nicht nur an Individuen, sondern auch an Arten: in der nördlichen Adria kommen über ein Dutzend vor und bei Neapel bilden sie über 24 % der vorhandenen Monactinelliden (14 von 58) [2]). Sie sind diejenigen Spongien, die sich in Reliktenfaunen am längsten halten, ja zu neuen Formen sich anpassen können, so birgt das kaspische Meer noch eine echte Amorphine und drei andere Renierenarten einer Localgattung Metschnikowia und diese vier sind die einzigen Schwämme jenes grossen Binnenmeeres [3]). Die Renieren sind auch fast die einzigen Fibrospongien, die in Aquarien gedeihen können.

Verminderung des Salzgehaltes des Wassers vermögen diese polytropen Geschöpfe leicht zu ertragen, „wie denn überhaupt die Gattung Reniera vorzugsweise auf die Lagunen und das brakische Wasser angewiesen zu sein scheint“ [4]). So fand O. Schmidt die brakische Bucht von Argostoli auf Cephalonia mit unglaublichen Mengen verschiedener Renieren angefüllt, — die Monatinellidenfauna von Venedig besteht zu mehr wie 57 % (4 von 7) aus Renieren und eine von ihnen (R. luxurians) findet sich auch in solchen Kanälen, wo keine anderen Schwämme mehr wachsen, an Mauern unmittelbar unter dem Wasserspiegel [5]).

Die Lubomirskien selbst, obwohl sie süsses Wasser bewohnen, stehen den echten Renieren weit näher als den Spongillen, so nahe sogar, dass Miclucho [6]) sie seiner Zeit mit anderen Formen seiner echten Renierengattung Velupsa (polymorpha) als elfte Varietät, baicalensis, zu vereinigen nicht anstand. Bei ihnen werden die Nadelzüge durch stärker entwickelte Hornsubstanz als bei den Spongillen zusammengekittet, ihre Oscula erscheinen sternförmig und Gemmulae oder analoge Gebilde fehlen. Diese Unterschiede könnten darauf zurückgeführt werden, dass im Baikalsee, in dem allerdings auch eine, wahrscheinlich wie in dem finnischen

---

[1]) Schmidt, O., Spongien des adriat. Meeres pg. 12.

[2]) nach Vosmaer, voorloop Berigt omtrent het onderzoek aan etc. 20. Nov. 1880—20. Febr. 1881, 6 pg., selbständig paginirt (ob Flugblatt oder S. A.?).

[3]) Es giebt auch eine Arbeit von W. Czerniavsky über die Spongien des schwarzen und kaspischen Meeres; da dieselbe russisch geschrieben ist, so existirt sie für mich nicht.

[4]) Schmidt, O., Spong. d. adriat. Meeres, pg. 73.

[5]) Schmidt, O., Spongien d. adriat. Meeres pg. 76.

[6]) Mém. de l'acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg, VII. Sér. T. 15, No. 3, pg. 8.

Meerbusen (Dubowsky) [1]), zurückgewanderte Spongille vorkommt, die Existenzbedingungen die Schwämme nicht zwingen einjährig zu werden und Gemmulen zu bilden, oder es wäre auch möglich, dass, seit die Lubomirskien als echte Renieren von ihren Verwandten des Meeres durch Hebungserscheinung des Landes getrennt wurden, noch nicht Zeit genug verstrichen ist, neue Eigenthümlichkeiten heranzuzüchten. Es liegt darin ein bedeutender Unterschied, dass diese Schwämme sozusagen passive Süsswasserbewohner sind, die gewaltsam von ihren Stammesgenossen getrennt wurden, während die übrigen Süsswasserspongien wahrscheinlich alle das Meer nach und nach freiwillig verlassen und sich in sehr langer Zeit angepasst haben, denn schon in Süsswasserschichten der obersten Jura, von Diluvium gar nicht zu reden, wurden Spongiennadeln nachgewiesen [2]) und die Bildung der ersteren liegt lange vor Entstehung des Baikalsees.

Gewiss beweisen alle diese Thatsachen die auffallende Schmiegsamkeit und Anpassungsfähigkeit, die den Renieren vor allen Monactinelliden innewohnt, und diese Eigenschaften werden höchst wahrscheinlich in der ganzen Welt die gleichen sein. Unter solchen Umständen liegt, wenn wir namentlich noch den Bau der Süsswasserschwämme zum Vergleich mit den Renieren heranziehen, nichts näher, als jene aus diesen hervorgegangen uns zu denken, aber an verschiedenen Stellen der Erde unabhängig von einander und unter Auftreten ähnlicher, durch Neuanpassung allenthalben bedingter Modifikation in Bau und Lebenserscheinungen [3]).

---

[1]) Mém. de l'acad. imp. des Sc. de St. Péterbourg, VII. Sér. T. 27, No. 6, pg. 66.

[2]) Young, geolog. Mag. 1878. pg. 220.

[3]) Wie gross das Anpassungsvermögen auch der Süsswasserschwämme ist, beweist eclatant die interessante Entdeckung von Dr. Joseph (59 S., B. d. schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur, im Jahre 1881 pg. 253), der in der Grotte von Gurk in Krain, eine absolut durchsichtige (!) Spongillenform (Spongilla stygia n. sp.) auffand. Da ich vermuthete, dass dieser Süsswasserschwamm, der sich jahrein jahraus unter gleichen oder doch nahezu gleichen Existenzbedingungen finden wird, keine Gemmulen, da dieselben überflüssig wären, bilden würde, so wandte ich mich brieflich an Herrn Dr. Joseph, der mir unter gleichzeitiger Uebersendung einiger Präparate unter anderen folgendes freundlichst schrieb: „Ihre Vermuthung, dass keine Gemmulabildung stattfinde, ist richtig, denn weder im September noch April fand ich solche". Sollte vielleicht Jemand glauben, die Spongillen der Grotte von Gurk stammten nicht von gewöhnlichen Spongillen ab,

Ein Theil dieser Modificationen sind neu erworbene (z. B. Gemmulae), sind also gewissermassen positiver Natur, andere aber sind negativer Natur, sie beruhen auf dem Verschwinden von Eigenthümlichkeiten der meerbewohnenden Renieren, ganz besonders auf dem Verlust der Farben. Die meisten frei und oberflächlich vorkommenden Renieren sind intensiv, oft sogar sehr intensiv (orange, roth, sammtschwarz etc.) gefärbt und ich trage kein Bedenken, diese Farben, wie ich schon früher gethan habe [1]), als Schreck- oder Warnungsmittel anzusehn, die andere Geschöpfe abhalten die Renieren, wenn auch nicht zu fressen, denn sie werden überhaupt ungeniessbar sein, so doch durch den fruchtlosen Versuch dazu in ihrer Existenz zu schädigen. Nun wissen wir aber, dass Rückbildungen, die so zu sagen auf einen Hang zur Sparsamkeit in der Natur zurückzuführen sind, kaum eclanter als betreffs der Schutz- und Trutzfarben vorkommen. Diese verschwinden sofort, wenn die zwingende Nothwendigkeit, die sie hervorrief, in Wegfall kommt und es scheint, dass die Feinde, von denen im Seewasser Renieren allenfalls bedroht und beunruhigt werden könnten, nicht in das süsse Wasser nachwandern, damit verschwindet die bunte Farbe so gut wie bei den Renieren, die im Verborgnen unter Steinen etc. leben; dass gelegentlich grüne Spongillen vorkommen beruht bekanntlich auf einem symbiotischen Prozess und ist keine integrirende Eigenschaft dieser Schwämme.

Der Ueberzeugung von der Zugehörigkeit der Süsswasserschwämme zu den Renieren bin ich, obwohl dieselbe meines Wissens nirgends in der Litteratur eingehend entwickelt wurde, mehrfach namentlich bei Unterhaltung mit befreundeten Fachgenossen begegnet und Claus giebt derselben in seinem Handbuch Ausdruck [2]). Andere Forscher freilich scheinen anderer Ansicht zu sein: so Keller [3]), der die Spongillen so gut wie die Esperien für von den Renieren ganz verschiedene Gruppen ansieht und Car-

sondern direkt von Monactinelliden des salzigen Wassers, aus einer Zeit vielleicht, wo die Fluthen des Tertiärmeeres die Grotten Krains und des Friauls ausnagten? Das dürfte viel weniger Wahrscheinlichkeit haben, als die Annahme, dass bei Spongilla stygia, in Folge gleichmässiger, nicht von Jahreszeiten abhängiger Lebensbedingungen betreffs der Gemmulen Rückbildung eintrat!

[1]) Z. w. Z. B. XXXVII, pg. 245.

[2]) Grundz. d. Zoologie, 3. Aufl. 1876. pg. 194.

[3]) . . . auf letztern Punkt ist nun um so weniger Gewicht zu legen, als eine ähnliche Bildung in ganz verschiedenen Gruppen auftritt (Spongilla, Esperia). Z. w. Z. B. XXX. pg. 564.

ter[1]), der auch in 1881 auf demselben Standpunkte, wie 1875 steht und seine „Potamospongida“ zwar zu einer Ordnung (Holorhaphidota) mit den Renieriden bringt, diese aber als erste von jenen als fünfter Familie durch die Suberitiden, Pachytragiden und Pachestrelliden (d. i. durch die ganzen Tetractinelliden einschliesslich der Lithistiden) trennt, — das heisst mit andern Worten, wenn wenigstens sein System seinen Ideen über die Verwandtschaftsverhältnisse mit ausdrücken soll, die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Süsswasserschwämmen und Renieriden sind gering, jedenfalls geringer als die beider Gruppen z. B. mit den Geodien.

Thatsächliches wird sich gegen meine Hypothese vom polyphyletischen Ursprung der Süsswasserschwämme kaum vorbringen lassen und wenn ich dieselbe auch nicht beweisen kann, so schien es mir doch nicht ganz ohne Interesse, diese Frage zur Discussion zu stellen. Freilich will ich hier ausdrücklich betonen, dass es durchaus nicht in meiner Absicht liegt und liegen kann, die Gruppe der Süsswasserschwämme systematisch zu zerreissen, schon aus Bequemlichkeitsrücksichten empfiehlt es sich eine Renierengruppe der „Potamospongiae“ anzunehmen.

Specieller Theil.

Potamolepis, n. gen.

Monactinellide Kieselschwämme des süssen Wassers von grosser Sprödigkeit, mit gekrümmten stumpfen glatten Nadeln, die (trocken) durch wenig organische Substanz dicht verkittet sind. Keine Gemmulae.

1) **P. Leubnitziae** n. sp. Krusten von 1—1,5 mm Höhe bildend, fein porös, von gelblich weisser Farbe und seidenartigem Glanze, genau vom Aussehn einer sehr schwach gebackenen Obelate. Die Oberfläche zeigt geringe, kraterförmige Erhöhungen von 0,25—0,40 mm Höhe, die in wenig markirten Reihen auf schwachen, sich ab und zu dichotomisch theilenden, oft auch verschwindenden Wällen stehe, in denen eine gewisse, parallel verlaufende Richtung nicht zu verkennen ist. Auf der Spitze jeder Erhöhung befindet sich je ein Osculum, von unregelmässiger, läng-

---

1) Ann. & Mag. nat. hist. Ser. V, Vol. 7, pg. 85.

licher (Länge zur Breite wie 1 zu 0,5 mm) ovaler, bisweilen dreieckiger oder fünfeckiger in die Länge gezogener Gestalt, die 1 bis 4 mm, meist aber 2 mm weit auseinander steht. Die meist mit nicht glatten sondern mit fein gezackten Rändern versehenen Mundöffnungen führen in sehr seichte (0,5 mm tiefe) Magenräume, die sich gleich in mehrere Canäle auflösen und steht bei den eckigen Mundöffnungen in der Regel der Eingang in einen solchen Canal in je einer Ecke. Die Canäle verlaufen horizontal und verzweigen sich dichotomisch und communiciren häufig mit den Canalsystemen benachbarter Mundöffnungen. Die sehr zahlreichen und dicht stehenden Einströmungsöffnungen sind rund von circa 0,1 mm Durchmesser; zwischen denselben befinden sich viele, weit feinere Löcher, die im frischen Zustande wahrscheinlich vom Ectoderm überdeckt sein werden.

Die vorliegenden drei Exemplare überzogen als feine Kruste flache Steinstücke, manche Stellen derselben, und besonders solche wo andere Thiere (wie scheint festsitzend Sandköcher bildende Dipterenlarven) sich angesiedelt hatten, waren nicht überwuchert.

2) P. chartaria, n. sp. Mundkegel isolirt mit runden, ganzrandigen Rändern, von 0,8 — 1 mm Durchmesser; Einströmungsöffnung wenig zahlreich von 0,1 mm Breite. Oberfläche wie Löschpapier mit einem aus sehr zarten, geraden bis 0,08 langen Umspitzern verfilzten Dermalskelet. Farbe in trockenem Zustande chocoladenbraun.

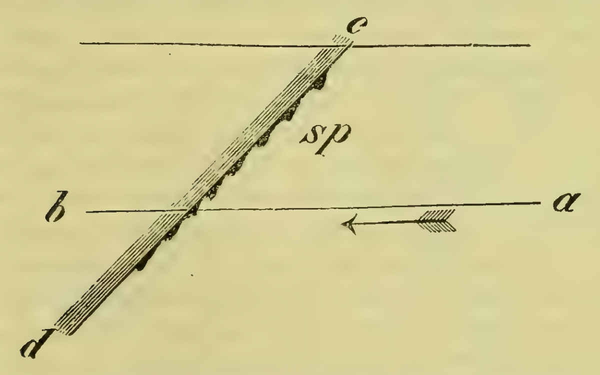
Diese Art gleicht der vorigen in Habitus und Gestalt der eigentlichen Skeletnadeln sehr, ist aber durch die runden Mundöffnungen und besonders durch die Anwesenheit eines Dermalskelets vorzüglich charaktrisirt. Durch die Anwesenheit dieses Dermalskelets erhält die Oberfläche des Schwammes ein eigenartiges, papierähnliches Aussehn und anfangs war ich geneigt diesen Ueberzug als aus feinem eingetrockneten Schlamm bestehend anzusehn, die microscopische Untersuchung belehrte mich aber sofort eines Bessern. Die Dermalnadeln liegen regellos (an den Ein- und Ausströmungsöffnungen tangential), in einer ziemlich dicken, krümeligen Masse eingetrockneter Substanz, die sich nicht abziehn lässt, vielmehr an den darunter befindlichen Skelettheilen äusserst fest haftet. Die Farbe der organischen Substanz, besonders der die eigentlichen Skeletelemente zusammenkittenden ist kastanienbraun. Es ist möglich, dass diese Farbe auf den starken Eisengehalt des Congo (fast ganz Afrika ist höchst eisenreich), der auch die Steine oberflächlich wie mit Ofenschwärze färbt und mehrere Millimeter

weit hineindringt, — zurückzuführen ist, wobei es freilich sonderbar bleibt, dass die andern daselbst unter ganz gleichen Verhältnissen aufgefundenen Schwämme keine Spur davon zeigen.

3) **P. Pechuëlii, n. sp.** Krustig mit zahlreichen bis 10 mm hohen Mundkegeln, die seitlich dergestalt zusammengedrückt sind, dass der eine Durchmesser der Basis sich zum andern wie 1 zu 2 verhält. Diese Kegel stehen bei dem einen vorliegenden Exemplar in der Richtung des längsten Durchmessers in undeutlichen Reihen, welche radiär von einer Stelle am Rande aus divergiren; sie stehen nur ganz ausnahmsweise senkrecht zur Anwachsbasis des Schwammes, die meisten steigen in der Richtung des grössten Durchmessers mit einer Neigung von 45° an, und bei allen ist die geneigte Seite dem Ausstrahlungspunkte der Kegelreihen zugewandt, während die andere Seite steil abfällt. Auf der Spitze jedes Kegels befindet sich eine (bei einigen verschmolzenen zwei) Mundöffnung, die einfach rund ist und bis 3 mm im Durchmesser hat. Diese Oscula führen in einfache kurze (bei den längsten Kegeln 4 mm tiefe) Magenräume, die sich in ein nicht weiter verfolgbares Gastrovascularsystem auflösen. Die Nadeln zeigen eine etwas schlankere Form und etwas geringere Krümmung als die der andern beiden Arten und sind durch wenig organische Substanz zu groben, bis 1 mm breiten Zügen verkittet, die, sich unregelmässig kreuzend, ein ganz verwirrtes Netzwerk mit sehr verschieden grossen (0,5—2 mm), ganz ungleich gestalteten Maschen bilden, in denen höchst wahrscheinlich z. Th. wenigstens Einströmungsöffnungen während des Lebens sich befunden haben werden. Das Netzwerk ist auf dem Mantel der Kegel sowohl wie in den Zwischenräumen und auch im Innern des Schwammes in ganz gleiche Weise entwickelt. Die Farbe des trocknen Schwammes ist aschgrau mit seidigem Glanz; und er gewinnt dadurch und durch die grossen Maschen das Aussehn eines grobporösen Bimsteins. —

Ueber die Verhältnisse, unter denen die Potammolepiden vorkommen, hat mir ihr Entdecker, Herr Dr. Pechuël-Loesche mündlich eingehende Mittheilungen gemacht. Die Exemplare stammen von oberhalb Isangila her, einem Ort der ca. 150 Seemeilen (gleich circa 38 deutsche Meilen) Wasserweg vom Meere entfernt und über 100 Meter höher am Congo liegt. Doch wurden sie nochmals etwa 50 Seemeilen weiter stromauf, bei Kalubu, bemerkt. Zwischen der Fundstelle und dem Meere bildet der Fluss sechs Fälle und Stromschnellen: nämlich bei Yïlala, Manguvu, Inga,

Nsongo Yílala, Ngoma und bei Isangila selbst. Im eigentlichen Strombett, an den stets untergetauchten Klippen wurden sie, wohl nur zufällig, nicht beobachtet, aber die Felsen des seitlichen Inundationsgebiets waren stellenweise dicht von ihnen bedeckt, was denselben, da der grösste Theil der Spongien weiss ist, die Felsen aber schwarz sind, ein Ansehn giebt, als wären sie voll Koth dort häufiger Reiher, was mein verehrter Freund auch anfänglich glaubte. Das Merkwürdigste ist, dass diese Felsen, die während des sommerlichen rasch (1 deutsche Meile circa in der Stunde) fliessenden Hochwassers 2—3 Meter unter dem Wasserspiegel sich befinden, während der Monate Juni, Juli, August und halb September (im Juli wurden die Schwämme gesammelt) vollständig trocken im Brande africanischen Tropensonne liegen. Diese Felsen gehören einem der von Südosten nach Nordwesten streichenden und nach Südwesten einfallenden Thonschiefer an und sind nur an ihrer östlichen dem Strom entgegengesetzten und gegen ihn etwas überhängenden Seite



a, *b* Stromesrichtung, *c*, *d* überhängender Fels, *sp* Spongien Kruste.

mit Spongien bedeckt und zwar, was wichtig genug ist, von allen drei Arten untereinander. Oft sind Stellen von der Grösse eines Quadratmeters bewachsen, aber doch nicht so, dass die Spongien einen zusammenhängenden Ueberzug bildeten, sie stehn zwar dicht bei einander, aber doch immer in einzelnen, höchstens handteller grossen Colonien. Auf Diabasfelsen, wie sie bei den Stromschnellen von Isangila das Flussbett quer durchsetzen, wurde keine Potamolepis gefunden. Das Fehlen auf diesen Felsen braucht aber keineswegs auf eine Aversion der Spongien gegen dies Gestein und auf eine Vorliebe für den Thonschiefer zu beruhen, wahrscheinlich

werden vielmehr an den Stellen, wo die Diabasfelsen auftreten und durch dieselben, die Strömungsverhältnisse des Flusses derartig modificirt sein, dass sie einer gedeihlichen Entwicklung der Schwämme hinderlich sind.

In ihrem Habitus zeigen die Potamolepiden durchaus keine Aehnlichkeit mit Spongillen oder überhaupt mit irgend einer Reniere: bei ihrer Festigkeit und Sprödigkeit gleichen sie weit eher gewissen Hexactinelliden namentlich P. Pechuëlii, die im macroscopischen Baue ihres Skelets, in der Anordnung von dessen Fasern etc. sehr an eine Farrea erinnert. Ich glaube diese merkwürdigen Besonderheiten werden uns verständlich werden, wenn wir uns die Bedingungen, unter denen die Potamolepiden leben, etwas näher ansehn: da ist es denn vor allem wohl zu beachten, dass sie in einem, ganz gewiss während der Regenzeit stark fliessenden Wasser, das an den Felsplatten mit Ungestüm sich brechen wird, und zwar der Stromesrichtung entgegen vorkommen. Solchen Faktoren gegenüber wird eine junge Spongie nicht, wie Spongilla lacustris oder manche Lubomirskien im ruhigen Wasser, zu einem verzweigten Bäumchen, oder auch nur zu einem polsterförmigen Rasen heranwachsen können, — der Druck des strömenden Wassers wird sie vielmehr zwingen als möglichst dünne Kruste ihre Anheftungsbasis zu überziehn, wobei sie für ihre bequemere Erhaltung noch eines Vortheils theilhaftig werden wird: das sie umspülende Wasser mag zwar als aufwühlendes Wildwasser reich an geeigneter Nahrung sein, aber es ist in seinen Bewegungen zu rasch und wird den in ihm enthaltenen Detritus zu kurze Zeit an einer Stelle belassen, als dass der Schwamm viel Vortheil von ihm ziehen könnte, wenn auch gerade an der überhängenden Seite einer Felsplatte die Chancen etwas günstiger als sonst im Flussbett liegen mögen. Die Spongien nehmen durch Oeffnungen der Oberfläche ihre Nahrung auf: wo diese gleichmässig reich und leicht zu erlangen ist, können die Schwämme cylinderartig rund oder kegelförmig sein, was der Ontogonie nach ihre ursprüngliche Form zu sein scheint, und brauchen sich nicht an eine erhöhte Nahrungsaufnahme anzupassen; bei einer runden Spongie z. B. genügt, wenn wir einmal annehmen die Einströmungsöffnungen wären unter allen Umständen gleich vertheilt, das Verhältniss der Körperoberfläche (Quadrat) zum Körperinhalt (Cubus) dieselbe zu ernähren d. h. zu erhalten und nach Grösse und Fortpflanzungsprodukte wachsen zu lassen. Anders liegt die Sache, wenn die Nahrung gering oder schwierig zu erhalten ist, — dann wird

jenes ungefähre Verhältniss von Quadrat zum Cubus nicht mehr ausreichen, die Oberfläche muss im Verhältniss zur Körpermasse vergrössert und mit ihr die Zahl der Nahrung aufnehmenden Einströmungsöffnungen vermehrt werden. Wie kann das geschehen? — Einmal durch Bildung von Gruben, Falten, Interkanalräumen, Pseudogastren etc., aber das wird nicht überall zulässig erscheinen, — der Aufenthalt auf der Unterseite wenig hohl liegender Steine wird schon ein Veto einlegen, namentlich aber wird, wie in unserm Falle, ein sehr bewegtes Wasser dies nicht gestatten. Da muss die Spongie sich anders zu helfen suchen und das kann sie nur, wenn sie als dünne Kruste bei wenig Körpervolumen eine grosse Oberfläche entwickelt. Es führt diese Betrachtung zu einer Reihe von Consequenzen, die ich hier nur beiläufig erwähnen will: beim Anblick eines grossen runden, kegelförmigen oder cylindrischen Schwammes mit glatter Oberfläche werden wir von vornherein behaupten können, er stamme aus guten Verhältnissen und habe bei reichlichem Futter die nöthige Ruhe gehabt, ein andrer aus mäandrisch verwachsenen Blättern, verflochtenen Aesten etc. gebildeten, von zahlreichen Interkanälen durchsetzter wird zwar Ruhe aber schmälere Bissen gehabt haben, eine dünne Kruste endlich, wenn sie nicht durch das Wachsthum unter Steinen in ihrer Ausdehnung mechanisch gehemmt wurde, wird an einem schlecht gedeckten Tisch ihr Leben mit nur wenig Ruhe haben geniessen können und im letzten Falle sind die Spongien meist auch polyzoisch mit kleinen Personenbezirken. Die Thatsachen der individuellen Entwicklung sind bei dieser Betrachtung sehr lehrreich; alle jungen Spongien sind rundlich, kegelförmig oder cylindrisch und es kömmt selbstverständlich nur darauf an unter welchen Verhältnissen sie sich weiter entwickeln, durch diese wird ihre Gestalt bedingt und manche Arten sind dabei ausserordentlich polytrop und zeigen eine grosse, fast unendliche Variationsfähigkeit der Gestalt, während andere in so hohem Grade monotrop sind, dass sie eher zu Grunde gehn als in ihrer Form den äusseren Einflüssen Concessionen machen. Es giebt höchst variabele aber auch höchst formbeständige Schwämme und diese letztern sind naturgemäss die seltneren.

Es ist klar, dass das vorliegende Exemplar von P. Pechuëlii sich unter etwas andern Verhältnissen, bei geringerem Wasserdruck freier hat entwickeln können, als die Exemplare der beiden anderen Arten, aber auch an der Lage seiner Mundkegel, an der Neigung derselben nach einer Richtung ist der Einfluss des bewegten

Wassers unverkennbar. Wahrscheinlich wird auch die reihenartige Anordnung des Oscula, die wir bei allen Arten wahrnehmen, auf die gleiche Ursache zurückzuführen sein; bei Pechuëlii liegen sie zugleich in der Streichungsrichtung (Richtung des grössten Durchmessers) der Mundkegel. Vermuthlich haben sich bei dieser Spongie nicht die centralen Personen zuerst entwickelt, sondern die am Rande in Fig. 10 mit *a* bezeichneten. In sehr stark bewegtem Wasser wird ein Schwamm kaum allseitig knospen können, die Knospen werden sich vielmehr immer in einer Richtung hinter einander anlegen, sodass die jüngeren von den älteren gegen den störenden Einfluss des strömenden Wassers etwas geschützt werden; dies kann zu einer radiären Anordnung führen, denn ein Wasserstrom, der sich an einem entgegenstehenden Hindernisse bricht, vereinigt sich nicht unmittelbar hinter denselben wieder, hier findet sich vielmehr eine ruhigere Stelle, die, wenn das Hinderniss eine im Wasser frei schwebende Kugel wäre, die Gestalt eines regelmässigen Kegels haben würde, sonst, aber nach Configuration und Lage des hemmenden Gegenstandes von mannichfacher Form sein kann. Bei unserer als Kruste aufgewachsenen Spongie wird die ruhigere Wasserstelle ungefähr halbkegelförmig gestaltet gewesen sein, wenigstens auf eine Strecke weit, bis die seitlich abgelenkten Wassermassen sich wieder vereinigten, und hier konnten sich die Mundkegel auch besser entwickeln, als die vorderen und ältesten, die dem Wasserprall mehr ausgesetzt sind, sodass folglich auch unter Umständen die ältesten Mundkegel die kümmerlichste Entwicklung zeigen werden.

Man könnte einwerfen, dass die freiere Entfaltung der Mundkegel bei P. Pechuëlii zwar auf einen weniger starken Wasserdruck hindeuten könnten, dass aber die Unterschiede in der Gestalt und Anordnung der Nadeln der verschiedenen Arten damit durchaus nicht erklärt würden, denn bei P. Pechuëlii seien dieselben gestreckter und in Zügen angeordnet, bei den anderen Species aber viel bedeutender gekrümmt und absolut ohne Tendenz sich in Bündel zu arrangiren, was beides im Grunde gerade auf ein Wachsthum in ruhigerem Wasser hinzudeuten scheine. Ich glaube, dass ist eben nur scheinbar: stärker gekrümmte Nadeln werden sich inniger verflechten können als weniger gekrümmte oder gar gerade, sie werden compaktere Massen bilden und so der Stromesgewalt einen erheblicheren Widerstand entgegenstellen können, welcher dem Bestreben desselben die Skeletelemente der Spongien, seien sie eigene oder zur Verstärkung aufgenommene

Fremdkörper, zugweise in seiner Richtung anzuordnen, erfolgreich entgegenarbeiten wird. Ein Schwamm mit gestreckten Nadeln unter sehr starkem Einflusse einer in einer Richtung wirkenden Strömung dürfte einen schwierigen Stand haben sich zu behaupten, wenn seine Nadeln nicht ausgezeichnet dornig sind, oder wenn er nicht Hülfsnadeln in Gestalt von Klammern etc. differenzirt; nach meiner Meinung, der ich schon öfters Ausdruck verliehen habe, sind die Gestalten und Anordnungen der Skeletelemente der Schwämme grösstentheils auf Einflüsse rein mechanischer Natur zurückzuführen, die, indem sie mit den Vererbungstendenzen, die auch diesen Gebilden innewohnen, häufig in Konflikt kommen werden, zu jener enormen Fülle oft wunderbarster Anpassungen an meist allerdings direkt noch unklare Bedingungen geführt haben. Neben den von aussen her wirkenden Wasserbewegungen werden auch die im Innern der Spongien durch Lage der Geisselkammer und Spiel ihrer Wimperorgane verursachten Strömungen für den Aufbau des Skelets bedeutungsvolle Faktoren sein, aber sehr häufig wird auch die Stellung und Beschaffenheit der Geisselkammern durch äussere Einflüsse (Nahrungsquantität und auch wieder Strömungsverhältnisse) bedingt werden. Experimentirende Untersuchungen, durch welche Schwämme und ganz besonders die so überaus polytropen Renieren unter die mannichfachsten Verhältnisse gebracht werden, müssten nach meiner festen Ueberzeugung zu den überraschendsten Resultaten führen und nicht nur für die Spongiologie im Besondern sondern für die ganze grosse Transmutationslehre überhaupt von einer immensen Bedeutung werden!

Es erscheint nun, in Folge derartiger Betrachtungen, die Annahme nicht ungerechtfertigt, dass P. Pechuëlii und Leubnitziae Formen derselben Art wären, die unter verschiedenen Verhältnissen sich verschieden entwickelt hätten, — so lange uns aber etwaige Uebergänge zwischen Beiden unbekannt sind, müssen wir sie als zwei Species betrachten.

Es blieben nur noch die Gründe auseinanderzusetzen, die mich dazu veranlasst haben den Potamolepiden die Gemmulen abzusprechen. Ich will darauf, dass P. Leubnitziae und chartaria zu wenig hoch wären und zu eng verflochtene Nadeln besässen um derartigen Gebilden Raum zu gewähren, kein Gewicht legen, — sie würden sich ja andere Vorrichtungen, Hohlräume z. B., zur Beherbergung derselben haben anzüchten können, — aber wenn wir uns vergegenwärtigen, dass nach dem früher Entwickelten die Bildung von Gemmulen für einen tropischen Süsswasserschwamm

nur während der trockenen Jahreszeit Sinn hat, die uns vorliegenden Exemplare aber ohne Ausnahme gerade während der Sommermonate gesammelt sind, so erhält meine Ansicht, dass sie überhaupt keine derartigen Keimstücke bilden, eine sehr wesentliche Stütze. Die Exemplare sind bis in die feinsten Randpartien der Oscula so wundervoll erhalten, dass von einem etwa schon im Jahre vorher oder noch früher eingetretenen Absterben nicht die Rede sein kann und — es wäre doch sonderbar, wenn die ganze Zahl der untersuchten Exemplare zufällig ohne Gemmulen sein sollte; einheimische Süsswasserschwämme habe ich im Herbst und Winter niemals steril (d. h. ohne Produkte der ungeschlechtlichen Vermehrung) gefunden und es ist ihrer im Laufe von 15 Jahren eine ganz beträchtliche Zahl durch meine Hände gegangen. Möglich wäre es immerhin, dass die Ursache des nicht Differenzirens von Vermehrungs-Theilstücken auch eine Folge der abweichenden Existenzbedingungen der Potamolepiden wäre; aber das ist mir wenig wahrscheinlich, ich neige vielmehr zu der Ansicht, dass sie ebenso wie die Lubomirskien und wahrscheinlich auch Uruguaya coralloïdes den Spongillen und Meyenien gegenüber in relativ moderner Zeit sich an das Leben im süssen Wasser angepasst haben, und dürfte es bei ihnen, falls ein Bedürfniss sich dazu herausstellen sollte, wohl noch einmal im Laufe der Zeiten zur Bildung von Gemmulen kommen können. —

Zum Schluss richte ich nochmals an alle Fachgenossen die dringende Bitte, mich durch Uebersendung von reichlichem Material von allen nur möglichen Localitäten in die Lage zu setzen, meine Untersuchungen über Süsswasserschwämme weiter ausdehnen zu können. Nur das Zusammenwirken Vieler kann uns einigermaassen der Lösung gewisser allgemeiner Fragen betreffs dieser interessanten Organismen näher bringen. Von grösster Wichtigkeit wären den Sendungen beigefügte Bemerkungen über die Zeit, wann der Schwamm gefunden wurde und möglichst genaue (sie können gar nicht genau genug sein!) Angaben über die Verhältnisse der Standorte: Bewegung des Wassers, Beschaffenheit des Untergrundes, Kalk- und etwaigen Salzgehalt, alles ist zu wissen nöthig, denn wir können von vornherein noch gar nicht ahnen, welche Faktoren eigentlich Ausschlag gebende Wichtigkeit haben.

Leipzig, im Mai 1883.

Erklärung der Figuren.

Potammolepis Leubnitziae, n. sp.

Fig. 1. Schön erhaltenes Exemplar auf einer Steinplatte, nat. Grösse; bei *x* eine Kolonie von Larvengehäusen (von Dipteren herrührend ?).

Fig. 2. Drei Mundkegel; vergr. 4/1.

Fig. 3. Abgeriebenes Exemplar, man sieht den theilweisen Verlauf des Gastrovaskularsystems; vergr. 3/2.

Fig. 4. Magenraum mit Verästelungen von demselben Exemplar; vergr. 4/1.

Fig. 5. Skeletelemente in ihrer natürlichen Lage; vergr. 30/1 lin.

Fig. 6. Zwei isolirte Nadeln; vergr. 100/1 lin.

Potammolepis chartaria, n. sp.

Fig. 7. Drei Mundkegel.

Fig. 8. Skeletelemente, in der Tiefe liegen 5 Nadeln des eigentlichen Skelets, die von einem filzartigen Gewirr sehr feiner Einaxen überdeckt sind; vergr. 30/1 lin.

Fig. 9. Vier isolirte Einaxen des Dermalskelets; vergr. 120/1 lin.

Potammolepis Pechuëlii, n. sp.

Fig. 10. Vollständiges Exemplar. *a*, älteste Stelle.

Fig. 11. Zwei Nadeln.

Das

Nervensystem der Holothurien.

Von

Richard Semon.

Mit Tafel XXV, XXVI.

Die ersten befriedigenden Aufschlüsse über den Bau der Holothurien verdanken wir Tiedemann[1]), der in seiner Monographie der Röhrenholothurie nicht allein die gröberen anatomischen Verhältnisse feststellte, sondern auch vermittelst gelungener Injectionen die sehr schwierigen und complicirten Verhältnisse des Wasser- und des Darmblutgefäss-Systems aufklärte. Trotz aller Bemühungen gelang es ihm nicht, ein Nervensystem bei dieser Thiergruppe aufzufinden, wenn schon er bei den relativ hohen Lebensäusserungen der Holothurien von dem Vorhandensein eines solchen überzeugt war.

Auch Quatrefages[2]) gelang es nicht, in seinen Untersuchungen über Synapta nervöse Elemente aufzufinden, trotzdem er von den diesbezüglichen Entdeckungen Krohn's schon Kenntniss gehabt zu haben scheint.

Krohn[3]) war der erste, welcher die nervösen Elemente der Holothurien als solche erkannte und ihre Anordnung in ihren Hauptzügen feststellte. Wir wissen durch ihn, dass das Nervensystem aus einem dem Kalkringe nach innen anliegenden Nervenring besteht; derselbe entsendet fünf Nervenstämme durch Oeffnungen der fünf Radialstücke des Kalkringes. Die fünf abgegebenen Nervenstämme verlaufen in den Radien der Ambulacra und werden je von einem ihnen nach innen aufliegenden Gefässstamm

---

1) Tiedemann, Anatomie der Röhrenholothurie. Heidelberg 1820.

2) Quatrefages, Mémoire sur la Synapta Duvernaea. Ann. sc. nat. Tom. XVII. 1842.

3) Krohn, Ueber die Anordnung des Nervensystems bei Echin. und Holoth. Müller's Archiv 1841.

begleitet. — Ganz richtig vermuthete Krohn, dass von den fünf radialen Gefässstämmen Seitenäste in die Saugfüsse abgegeben werden.

Krohns Entdeckungen wurden von J. Müller[1]) in dem Artikel: „Berichtigung und Nachtrag zu den anatomischen Studien über Echinodermen“ [1]) bestätigt. Schon Müller sprach die Vermuthung aus, dass der Hohlraum zwischen Nerv und Wassergefäss ein Blutgefässraum sein möchte. Ob die von ihm in seinem Hauptwerk[2]) als Augenflecken an der Basis der Tentakeln von Synapta lappa beschriebenen Elemente wirklich als Sinnesorgane aufzufassen sind, bedarf noch der Bestätigung. Auf die Müller'sche Deutung der fünf Radialnerven als Ambulacralgehirne werden wir weiter unten zu sprechen kommen.

Dass physiologisch jedenfalls der Schlundring als Centralorgan aufzufassen sei, bewies Baur[3]), indem er zeigte, dass man durch Durchschneidung des Ringes den Synaptiden die Fähigkeit der Selbstzerstückelung, das heisst die planmässige Combination der Muskelthätigkeit raube. — Als Gehörorgane deutete Baur bläschenförmige Gebilde, deren je zwei an der Basis der fünf Radialnerven von Synapta liegen. Ueber die histologische Zusammensetzung der Nerven finden sich in den sonst sehr schönen und werthvollen Arbeiten Baur's noch irrthümliche Ansichten. So führte ihn auch die Schwierigkeit des Nachweises der Abgabe von Nervenfasern in die Muskeln zur Aufstellung einer Theorie der actio in distans von Nerv auf Muskel.

In Semper's[4]) grossem Holothurienwerke, in dem zuerst die Histologie dieser Thiere ernstlich in Angriff genommen wurde, findet das Nervensystem nur eine provisorische Behandlung. Vieles Unzutreffende seiner Beobachtungen ist, wie Teuscher wohl mit Recht annimmt, dadurch zu erklären, dass die Holothurien, falls man nicht besondere Vorkehrungen trifft, z. B. sie durch Ersticken tödtet, sich im Sterben ungemein stark zu contrahiren pflegen, und so sind die sonderbaren Formen und die übertriebene Anzahl der Nervenschichten Semper's wahrscheinlich theilweise auf Fal-

---

[1]) J. Müller, Berichtigung und Nachtrag zu den anatomischen Studien über Echinodermen. Müller's Archiv 1850.

[2]) J. Müller, Bau der Echinodermen. Abh. der Berl. Academie 1853.

[3]) A. Baur, Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. Nova acta L. C. Dresden 1864. Bd. 23.

[4]) E. Semper, Reisen im Archipel der Philippinen. Bd. II, Holoth. Leipzig 1868.

tungen und Verkrümmungen der Nervenbänder und der benachbarten Gefässwandungen zurückzuführen. Von keinem Belang ist dagegen wohl der Umstand, dass Semper vorwiegend aussereuropäische Formen untersuchte. Denn da die histologischen Verhältnisse der Nerven sich bei Aspidochiroten, Dendrochiroten und Synaptiden im wesentlichen als ganz übereinstimmende erwiesen haben, ist kaum anzunehmen, dass Speciesunterschiede irgendwelche bedeutendere Differenz der Nervenstructur bedingen werden.

R. Teuscher[1]) gebührt das Verdienst, sowohl die Topographie der Ambulacra völlig klargestellt, als auch die histologischen Elemente des Nervensystems richtig erkannt zu haben. Seine Beobachtungen fand ich in meinen Untersuchungen fast Punkt für Punkt bestätigt; einige Differenzen in der Deutung werden weiter unten eine eingehende Erörterung finden.

Vorliegende Arbeit wurde im Januar 1882 im zoologischen Institut des Herrn Professor Bütschli zu Heidelberg begonnen. Ich bin Herrn Professor Bütschli für freundlich überlassenes Material (Holothuria tubulosa, Stichopus regalis), sowie für gütigst ertheilten Beistand sehr dankbar. — Sie wurde dann fortgesetzt zu Berlin im Herbste desselben Jahres, und zwar an frischem Material (Holothuria Poli, Cucumaria Planci), für dessen bereitwillige Ueberlassung ich der Direction des Berliner Aquariums in hohem Grade zu Danke verpflichtet bin. Eine Anzahl junger Synapten aus Triest verdanke ich der Güte des Herrn Dr. Jickeli. Ausgewachsene Synaptiden gelang es mir leider nicht zu erhalten, so dass ich der Frage der Augenflecken Müller's und der Hörbläschen Bauer's für diesmal nicht näher treten konnte. — Beendigt wurde diese Arbeit gegen Schluss des Jahres 1882.

Die Anordnung des Nervensystems.

Nach Krohn besteht, wie wir sahen, das Centralnervensystem der Holothurien aus einem Schlundnervenring und fünf von demselben in die Radien der Ambulacra abgegebenen Nervenstämmen, oder besser aus fünf Radialnerven, die sich unter dem Kalkringe zu einer ringförmigen Schlundcommissur vereinigen. Diese Commissur hat sich physiologisch zweifelsohne den Werth eines Cen-

---

[1]) R. Teuscher, Beiträge zur Anatomie der Echinodermen. Jen. Zeitschr. für Naturw. Bd. X. 1876.

tralorgans erobert, wie die Durchschneidungsexperimente bei Synapta — die daraus folgende Unfähigkeit des Thieres, sich weiter zu zerstückeln, das Unvermögen, das bereits Abgebrochene wieder zu ersetzen, was sonst regelmässig geschieht — auf das überzeugendste beweisen. Dies war auch vollkommen Johannes Müller's Ansicht, denn er bemerkt ausdrücklich, dass die fünf Radialnerven, die er als Ambulacralgehirne auffasst, erst durch den Nervenring zur Einheit kommen.

Morphologisch hingegen müssen wir — wieder ganz in Uebereinstimmung mit Müller — die Radialnerven als das ursprüngliche, primäre auffassen; den Schlundring als das secundäre. Nicht nur dass derselbe histologisch eher einfachere Verhältnisse darbietet, als die Radialnerven und sicher keine specifischen Nervenelemente vor ihnen voraus hat: auch entwicklungsgeschichtlich scheint die Anlage der Radialnerven derjenigen des Schlundringes vorherzugehen. Bei drei jungen Synapten, von denen ich die eine vollständig in Schnittserien zerlegte, bei den beiden anderen Schlund und Aftergegend auf das sorgfältigste auf Querschnitten untersuchte, fand ich die Radialnerven völlig entwickelt; sie zeigten sämmtlich am Oral- und Aboralpol eine relativ bedeutende Anschwellung; von einer Commissur liess sich indessen durchaus noch nichts entdecken. — Selbstverständlich kann ich auf die Untersuchung dreier Exemplare hin noch nicht mit Sicherheit behaupten, dass der Schlundring durch secundäres Auswachsen der oralen Anschwellungen der Radialnerven gebildet würde. Ich habe mir aber diesen Hinweis erlaubt, weil eine diesbezügliche Untersuchung nach den Vorarbeiten Baur's nicht besonders schwierig und dabei für die weitere Klarstellung der phylogenetischen Stellung der Echinodermen höchst wahrscheinlich von grosser Wichtigkeit sein würde.

Was das Verhalten der Radialnerven gegen den Aboralpol zu betrifft, so fehlen hierüber bei den meisten genauere Angaben; bei einigen findet man die Behauptung, dass sie gegen den After zu spitz endigten. Dies ist entschieden unrichtig, und der Irrthum wohl daraus zu erklären, dass die dem Nerven und Wassergefäss nach innen aufliegenden Längsmuskeln gewöhnlich spitz gegen den After hin auslaufen. In Wahrheit bildet das Nervenband in der Aftergegend regelmässig eine ansehnliche Verdickung. Der oben erwähnte Befund an den jungen Synapten, wo ich zuerst diese Anschwellungen sehr deutlich wahrnahm, führte mich zu der Vermuthung, dass es vielleicht auch am Afterpol zu einer secundären Commissur der Radialnerven komme. Es wurde mir nicht leicht,

diesen Punkt völlig sicher zu stellen, denn ausgewachsene Synapten standen mir nicht zur Verfügung. Auch dürfte es bei der bekannten Gewohnheit dieser Thiere, sich bei der geringsten Beunruhigung zu zerbrechen, schwer sein, solche mit ganz intaktem After zu erhalten. Bei den Aspidochiroten und Dendrochiroten andererseits ist die zähe, dem Messer schon ohnehin grosse Schwierigkeiten bereitende Cutis am After ganz besonders dick und macht feinere Schnitte überhaupt unmöglich. Man kann nun allerdings die ganze Muskulatur mit Nerven, Gefässen und den bindegewebigen Befestigungen des Darmes von der Cutis lösen und wie den Finger aus dem Handschuh herausziehen, um sie dann gesondert zu untersuchen. Nur hat diese Methode das Bedenkliche, dass allzuleicht wichtige Theile beim Herunterziehen abreissen und an der Cutis hängen bleiben können. Ich habe den Gefahren dieser Eventualität dadurch zu begegnen versucht, dass ich eine grössere Anzahl so behandelter Präparate untersuchte. Begnügt man sich, die abgestreiften Gewebstheile in toto zu färben und aufzuhellen, und untersucht dann unter Lupe oder Mikroskop, so entsteht der täuschende Schein, als vereinigten sich die Radialnerven am After zu einer Commissur. Auf Schnitten jedoch — und diese sind für sichere Erkennung der Nervenelemente bei den Holothurien das einzig Maassgebende — überzeugt man sich bald, dass eine Aftercommissur der Nerven thatsächlich nicht existirt. Der Schein einer solchen wird durch elastische Bindegewebsfasern, die die Afteröffnung umgrenzen, und bis hinein in die Radialnerven verlaufen, hervorgebracht. Die Nerven zeigen hier, wie erwähnt, eine ansehnliche Verdickung und geben massenhafte Seitenäste ab, und zwar für die in dieser Gegend besonders dicht stehenden Füsschen, für die starke Schliessmusculatur des Afters und endlich bei manchen Formen für eine nervöse Auskleidung des Mesenteriums in der Aftergegend. So kann es denn auch auf Schnitten vorkommen, dass ein besonders starker Seitenast den Schein einer Verbindung der hier naturgemäss sehr genäherten Radialnerven hervorbringt. Hie und da können Verbindungen durch Seitenäste zwischen zwei Radialnerven sogar wirklich vorkommen. Ein Analogisiren solcher mehr zufälliger, ganz inconstanter und auch an Volumen unbedeutender Verbindungen mit der Schlundcommissur wird jedoch nach dem Gesagten zweifelsohne als unzulässig erscheinen.

Bei den Aspidochiroten fand ich, dass das Mesenterium in der Aftergegend an verschiedenen Stellen mit einer flächenhaften

Auskleidung versehen ist, die in ihrer Structur durchaus mit dem sonstigen Nervengewebe übereinstimmt. Möglicherweise liegt hier eine besondere Vorrichtung vor, die das Thier befähigt, das Eindringen gewisser schädlicher Einflüsse, beispielsweise von Parasiten, von denen diese Thiergruppe bekanntlich sehr zu leiden hat, bei Zeiten zu bemerken und durch Schliessung der Afteröffnung vermittelst des sehr stark entwickelten Sphincter zu verhindern. Die gleiche Function liegt in der Schlundgegend den ebenfalls als Sinnesorgane functionirenden Tentakeln ob. Wie empfindlich die Holothurien in der Schlund- und Aftergegend sind, und wie bei der geringsten Reizung sofort Schluss der Oeffnungen, respective totale Retraction erfolgt, kann man leicht an lebenden Thieren beobachten.

Es bleibt noch übrig, über die Abgabe von Seitenästen überhaupt etwas zu sagen. Die Radialnerven geben in gewissen, ziemlich regelmässigen Abständen stärkere Seitenäste an die Füsschen ab (vgl. Fig. IV *fn*). Diese Füsschennerven werden regelmässig von einem Wassergefäss begleitet und verlaufen zu den Füsschen ziemlich direct unter Abgabe nur sehr weniger Seitenzweige für die Haut, so dass dieselbe nur äusserst spärlich innervirt ist. Figur IX zeigt die Abgabe dreier feiner Hautnerven von einem Füsschennerv. Das Endverhalten der Nerven in den Füsschen werden wir bei den Sinnesorganen erörtern.

Zwischen den Abgangsstellen der Füsschennerven sieht man meist zwei bis drei feinere Zweige aus dem Radialnerven austreten, die nicht von einem Wassergefäss begleitet werden (Fig. IX *mn*). Diese Zweige dienen vorwiegend der Innervation der Muskeln. — Alle Seitenäste treten nur an den schmalen Seitenflächen des breiten Nervenbandes aus und verlaufen zunächst in der Richtung der Ringmuskelfasern. Um in die Füsschen und in die Längsmusculatur zu gelangen, müssen die diesbezüglichen Nervenzweige also eine Biegung von 90° nach aussen oder nach innen machen.

Von der Schlundcommissur aus tritt je ein starker Nervenast in jeden Tentakel. Diese Tentakeläste zeigen in ihrem Verhalten ungemeine Aehnlichkeit mit den Füsschennerven, ein Umstand, der sich leicht aus der Entstehung der Tentakeln als umgebildeter Füsschen erklärt. Den Nervenendigungen in Tentakeln und Füsschen ist, wie wir nachher sehen werden, als Function wohl der Tastsinn zuzuschreiben. Ueber die Auskleidung des Mesenteriums in der Aftergegend und ihre mögliche Deutung wurde schon ge-

sprochen. Betreffs der nervösen Natur von Müllers Augenflecken und Baurs Hörbläschen bei Synaptiden konnten aus oben mitgetheilten Gründen in dieser Arbeit keine Feststellungen gemacht werden.

Eine Innervation des Darmrohrs in seinem Verlaufe vom Schlund zum After sowie der übrigen Eingeweide aufzufinden, gelang mir weder durch Untersuchung der Oberflächen der Häute nach Silberimprägnation, noch auch durch Anfertigung feiner Schnitte. Natürlich beweist dies negative Resultat durchaus noch kein Nichtvorhandensein. Ich vermuthe im Gegentheil, dass eine Innervation durch äusserst feine Aeste von der Schlundcommissur aus erfolgt.

Die Topographie des Nervensystems.

Ueber die Topographie des Nervensystems können wir uns kurz fassen, da dieselbe schon von Teuscher in durchaus befriedigender Weise klargestellt ist. Ich gebe daher nur eine gedrängte Beschreibung derjenigen Dinge, die für das Verständniss der nachher zu erörternden histologischen Verhältnisse der Nerven von Wichtigkeit sind.

Macht man an einer beliebigen Stelle durch ein Ambulacrum einer Aspidochirote einen Querschnitt, so erhält man folgendes Bild (vgl. Fig. I). Zu äusserst findet man die Epidermis; dann folgt die Cutis, und zwar sind ihre Schichten nach aussen kalkreich; nach innen zu nehmen die Kalkgebilde an Menge ab und walten die elastischen Fasern vor. Noch weiter nach innen folgt sodann in der Mitte des Ambulacrums der auf dem Querschnittsbilde etwa bohnenförmig aussehende Radialnerv. Derselbe ist gestreckt in der Richtung der Ringmusculatur und schmal in der Richtung der Axe von aussen nach innen. Von rechts und von links treten an ihn die Ringmuskelfasern heran; sie setzen sich nur bei den Synaptiden nach innen über ihn hin continuirlich fort. Bei den Füsschenholothurien scheidet der Radialnerv die Ringmusculatur des Ambulacrums in eine rechts- und linksseitige; nach innen zu liegt auf dem Nerven das Wassergefäss des Ambulacrums, dessen die Synaptiden bekanntlich ermangeln. Weder Wassergefäss, noch bei den Synaptiden der Ringmuskel liegen jedoch nach innen dem Nerven direct an; vielmehr findet sich zwischen ihnen und dem Nerven ein Hohlraum (*hl* Fig. I), der

in mehrfacher Hinsicht unser Interesse in Anspruch nimmt. Nach aussen wird dieser Hohlraum begrenzt durch die innere Zellschicht des Nerven, nach innen durch eine membranöse Wandung, die gleichzeitig die Wandung des Wassergefässes bildet und gegen beide Hohlräume eine feine endotheliale Auskleidung trägt. Sie selbst besteht meistens aus mehreren Blättern, und diese Blätter pflegen gerade in der Mitte des Ambulacrums auseinanderzuweichen und zwischen sich einen Hohlraum freizulassen, den man gewöhnlich mit einem festen Coagulum (Figur I *co*) angefüllt findet. Teuscher beobachtete diesen Hohlraum mit seinem Coagulum bei Cucumaria und Cuvieria; er zeichnet ihn nicht bei Holothuria tub. Ich vermisste ihn bei letzterer niemals und bin der Ansicht, dass er bei allen Füsschenholothurien vorkommt, in gewissen Contractionszuständen des Thieres, und wenn nicht mit Coagulum gefüllt, allerdings sehr schwer nachweisbar ist. Bekanntlich hält man heutzutage allgemein mit Greeff[1]) den grossen, zwischen Nerv und Wassergefäss befindlichen Hohlraum für das Aequivalent eines ambulacralen Blutgefässes. Man weiss, dass er zwischen Nerv und Wassergefäss durch den Kalkring tritt, sich da, wo das Wassergefäss den Radialnerven verlässt, um abwärts zum Wassergefässring zu laufen, an die andere Seite des Nerven begiebt und dem Nervenring nach innen als ebenfalls ringförmiger Hohlraum anliegt. Ein Zusammenhang dieses ganzen Hohlraumsystems mit dem Eingeweideblutgefässsystem liess sich bisher noch nicht nachweisen, was um so auffallender ist, da in den Ambulacren alle diese in Frage stehenden Hohlräume weit und leer angetroffen werden. Der Mangel eines Coagulums, den man doch wenigstens hie und da in dem Gefässraum treffen müsste, zumal wenn die Thiere rasch abgetödtet sind, spricht ferner gegen die Greeff'sche Deutung. Einige wenige Zellen, die zuweilen der inneren Wand des Hohlraums aufliegen und die täuschend den Randzellen des Nervenbandes gleichen, sind wohl als von diesem losgelöst zu betrachten und haben kaum etwas mit dem Blute zu thun. Mir scheint der ganze Hohlraum zwischen Nerv und Wassergefäss viel eher den Zweck zu haben, dem Nerven bei den enorm wechselnden Contractionszuständen der Holothurien wenigstens nach einer Richtung ein Ausweichen zu gestatten und ihn so vor Zerrung und Druck zu schützen. Ein dem Nerven direct anliegendes Was-

---

[1]) Greeff, Ueber den Bau der Echinodermen. Marburger Sitzungsberichte 1872.

sergefäss würde bei seinen wechselnden Füllungszuständen diesem Zwecke viel unvollkommener genügen, viel eher seinerseits Ursache von Druck und Reizung sein. Aehnliche schützende Function würde der der Schlundcommissur nach innen anliegende Hohlraum haben. Das kleinere Gefäss in der Wand zwischen Hohlraum und Wassergefäss kann mit viel grösserer Berechtigung als Blutgefäss angesprochen werden. Dafür spricht vor allem das in seinem Lumen allenthalben aufgefundene Coagulum, ferner auch der Umstand, dass es allseitig scharf begrenzt sich als wirkliches Gefäss darstellt und nicht als wandungsloser Hohlraum. Seine relative Enge und seine Füllung würden auch die Unmöglichkeit einer Injection vom Darmblutgefässsystem aus erklären. Ich begnüge mich mit diesen Hinweisen, da eine endgültige Entscheidung der ganzen Frage sich doch nur durch Injectionen wird geben lassen.

Auf den strittigen Hohlraum mit seiner gefässführenden Wand folgt nach innen das Wassergefäss. Gegen das Lumen trägt dasselbe eine feine endotheliale Auskleidung. Es wird überlagert bei den Dendrochiroten von dem ungetheilten Längsmuskel, bei den Aspidochiroten von einem starken Bindegewebsstrang, der das rechte mit dem linken Längsmuskelbündel vereint. Bei den Synaptiden fehlt das ambulacrale Wassergefäss und setzt sich der ungetheilte Längsmuskel an den den Nerven überlagernden Ringmuskel an.

Seitenzweige werden von Nerv und Wassergefäss nur an den beiden Winkeln rechts und links abgegeben, wo Nerv, Ringmuskel, Hohlraum und Wassergefäss zusammenstossen. Die starken Füsschennerven verlaufen, begleitet von einem Wassergefässast, zuerst eine Strecke unter und parallel der Ringmusculatur; dann biegen sie ziemlich im rechten Winkel in die Füsschen ab. — Gegen den After zu verändern sich alle die beschriebenen Verhältnisse nur insofern, als die Längsmusculatur sich stark verschmälert, die Nerven dagegen anschwellen und zahlreichere Seitenäste abgeben.

Schlundwärts inseriren sich die Längsmuskel an den Kalkring, durch welchen Radialnerven und Gefässe hindurchtreten, um sich in der oben beschriebenen Weise zu Ringen zu vereinigen. Ueber das Schicksal des kleinen, mit Coagulum erfüllten Wandungsgefässes nach dem Durchtritt durch den Kalkring habe ich nichts weiteres ermitteln können, da es hier plötzlich zu verschwinden scheint.

Die Histologie der Nerven.

Der histologischen Untersuchung der Holothuriennerven bieten sich dieselben Schwierigkeiten, mit denen die Nervenhistologie der höheren Thiere zu kämpfen hat. Erhöht werden selbige hier noch durch die Kleinheit der histologischen Elemente und die Lückenhaftigkeit unserer Kenntniss von der feineren Structur der übrigen Organsysteme.

Um die Gewebselemente der Holothurien in frischem Zustande zu untersuchen, empfiehlt es sich am meisten, die Thiere durch Ersticken in ausgekochtem Seewasser zu tödten, um die sehr störende Contraction zu verhindern, die sonst selbst an ausgeschnittenen Theilen der Ambulacra, sofern sie noch mit Musculatur versehen sind, regelmässig eintritt. Den Eintritt des Erstickungstodes erkennt man leicht durch das Aufhören des Haftvermögens der Füsschen am Glase. Das erstickte Thier findet sich im Zustand grösstmöglicher Streckung, es ist prall mit Wasser gefüllt, Schlund- und Afteröffnung sind völlig geschlossen. Hat man sodann die zu untersuchenden Elemente isolirt, so empfiehlt es sich, dieselben zuerst mehrere Male in destillirtem Wasser abzuspülen, da die Gewebe der Holothurien meist mit allerlei Beimengungen, theilweise wohl Ausscheidungsproducten des Stoffwechsels, verunreinigt sind. Tinctions- und Impraegnationsmittel darf man auf frische Gewebe nur in sehr verdünnter Lösung und nur kurze Zeit einwirken lassen, sonst erfolgt sehr leicht Ueberfärbung bis zu totaler Schwärzung der Gewebe.

Die Hauptschwierigkeit bei der Untersuchung des frischen Nervengewebes lag für mich darin, dass es mir nicht gelang, die Nerven ganz frei aus dem umliegenden Gewebe, mit dem sie in innigem Zusammenhang stehen, herauszupraepariren. Durch Beimengung anderer Gewebselemente wird aber natürlich die beweisende Kraft, besonders der Macerationspraeparate, wesentlich abgeschwächt; denn unter solchen Umständen ist man nie ganz sicher, ob die jedesmal vorliegenden Fasern und Zellen wirklich nervöser Natur sind.

Es blieb mir daher nichts anderes übrig, als hauptsächlich zu feinen Schnitten meine Zuflucht zu nehmen. Folgende Methode leistete mir die besten Dienste. Das zu untersuchende Gewebsstück wurde, wenn es sich zuvor in Alkohol befunden hatte, 24

Stunden lang in Wasser ausgewaschen. Das Wasser muss mehrere Male gewechselt werden; am besten säuert man es ganz schwach mit Essigsäure an. Dann legt man das Stück auf einige Stunden (je nach seiner Dicke und Consistenz) in 1 % Osmiumsäure, wäscht abermals auf die angegebene Weise recht sorgfältig während 24 Stunden mit Wasser aus und färbt alsdann mit Alaunkarmin. Es ist besonders wichtig, die Osmiumsäure gut auszuwaschen, weil man sonst so gut wie gar keine Färbung erhält. Die so behandelten Theile wurden dann in Paraffin eingebettet und geschnitten. Man erhält auf diesem Wege eine sehr scharfe Zeichnung der Grenzen und eine sehr deutliche Unterscheidung der einzelnen Gewebe. Die Muskeln zeigen sich nur gebräunt; an den zelligen Elementen sind allein die Kerne gefärbt, und zwar Nervenzellen- und Epithelzellenkerne mehr violett, Bindegewebszellenkerne mehr röthlich. Das Protoplasma bleibt ungefärbt, aber die Zellgrenzen treten scharf hervor; die Nervenfasern zeichnen sich durch einen schwach gelblichen Farbenton aus. Um eine, wennschon schwache Färbung der Nervenfasern zu erhalten, kann man sich der Imprägnation mit Goldchlorid bedienen. Auch hier kann man Praeparate anwenden, die zuvor in Spiritus gelegen haben, doch muss man dann selbstverständlich ebenfalls zuvor sehr gründlich auswaschen. Ich liess das Goldchlorid nach der bei Ranvier angegebenen Methode einwirken, bettete dann in Paraffin ein und erhielt so besonders von den später zu besprechenden Sinnesepithelien Praeparate, die sich in sehr schöner Weise mit den Osmium-Carminpraeparaten ergänzten.

Betrachtet man einen nach beschriebener Methode vorbereiteten, sehr feinen Querschnitt durch einen Radialnerven, so hat man folgendes Bild (Fig. II und III). Die ganze Peripherie des Nerven wird von einer Zelllage umgeben, die nach aussen gegen die Cutis mehrschichtig, nach innen gegen den Hohlraum einschichtig ist, rechts und links an den Austrittsstellen von Seitenästen Durchbrechungen zeigt. Bei den Aspidochiroten bilden die Zellen der mehrschichtigen Aussenlage rechts und links von der Mittellinie deutliche Anhäufungen (Fig. II *zs*). Dieselben Anhäufungen sieht man als zwei Zellstreifen auf einem Tangentialschnitt durch diese Gegend des Nerven; man nimmt sie auch wahr auf Flächenpraeparaten des Nerven (vgl. Fig. IV *zs*). Bei Dendrochiroten und Synaptiden lässt sich nichts von diesen beiden Zellstreifen erkennen.

Im Innern des Nerven findet man hie und da eingestreute Zel-

len, die bei den Aspidochiroten eine gewisse Anordnung zeigen. Am besten gewahrt man diese Anordnung auf nicht zu dünnen Tangentialschnitten (Fig. IV). Danach kann man von der Mittellinie aus nach rechts und links je drei Schichten unterscheiden, die sich durch verschiedenen Reichthum an eingestreuten Zellen schon im Farbenton deutlich unterscheiden. Die centrale Schicht ist die zellärmste und hellste, die äusserste Schicht die zellreichste und dunkelste. — Bei den Dendrochiroten ist eine solche Vertheilung der Innenzellen weniger deutlich; bei den Synaptiden finden sich nur Randzellen, und fehlen die Innenzellen überhaupt fast gänzlich.

Rand- und Innenzellen haben histologisch dieselbe Beschaffenheit. Sie besitzen einen relativ sehr grossen, bei Aspidochiroten ovalen, bei Dendrochiroten und Synaptiden kugelrunden Kern. Der Protoplasmaleib aller dieser Zellen ist dem Kern gegenüber ein verschwindend kleiner (vgl. Fig. VII); auf die schwierige Frage, ob derselbe sich in faserförmige Ausläufer ausziehe, kommen wir später zurück.

Von rechts nach links sieht man durch den Querschnitt eine ziemlich starke Faser ziehen, meist nahe und ziemlich parallel der inneren Randzellenschicht. Man findet sie auf allen Querschnitten; auf Längsschnitten — so wollen wir kurzweg alle Längsschnitte in der Richtung der Axe von aussen nach innen nennen, während wir diejenigen Längsschnitte, die durch die Breite des Nerven gelegt sind, als Tangentialschnitte bezeichnen wollen — auf Längsschnitten findet sich an der entsprechenden Stelle eine Längsfaser von sonst ganz gleicher Beschaffenheit. Aus diesen beiden Momenten geht klar hervor, dass man es in Wirklichkeit nicht mit einer Faser, sondern mit einer membranösen Scheidewand zu thun hat, die das Nervenband in seiner ganzen Länge durchsetzt und es in zwei Abschnitte theilt.

Von der äusseren und inneren Randzellenschicht sieht man nun bedeutend feinere Fasern quer durch den Nerven hindurch auf die Scheidewand zulaufen und sich an diese anlegen. Viele dieser Fasern treten direct von den Randzellen zur Scheidewand; andere laufen von Rand- zu Innenzellen, und geben diese ihrerseits Fasern zur Scheidewand ab; zuweilen werden zwei Fasern durch eine dritte quer vereinigt, zuweilen auch bloss gekreuzt, so dass im ganzen ein höchst complicirtes Netzwerk entsteht (vgl. Fig. III und Fig. V).

Es ist nun zunächst die Frage, ob wir es hier mit wirklichen Fasern oder wiederum mit Scheidewänden zu thun haben. Man

könnte sich durch ein System von membranösen Septis den ganzen Nervenraum in eine grosse Anzahl von Fächern getheilt denken, in welchen Fächern dann jedesmal Bündel der später zu besprechenden Längsfasern verlaufen würden. Diese Frage lässt sich nicht auf demselben Wege, wie die betreffs der dicken tangentialen Scheidewand entscheiden; denn die fraglichen Elemente sind viel zu dünn, und die ganze Anordnung viel zu complicirt, um die einzelnen Fasern auf verschiedenen Schnitten mit Sicherheit wiederzuerkennen. Es giebt jedoch noch einen anderen Weg, und dieser besteht in einer genauen Untersuchung des Verhaltens der fraglichen Fasern zu den Randzellen. Hierfür eignen sich am besten die leicht in allen Schnittrichtungen und mit aller wünschenswerten Feinheit zu treffenden Nebenäste der Tentakelnerven. Untersucht man den Längsschnitt eines solchen, am besten mit Goldchlorid gefärbten, Nervenastes, so findet man auch hier rechts und links die peripheren Randzellen. Zwischen diesem auf dem Längsschnitte sich als zwei Zellreihen darstellenden Zellbelag besteht nun ein deutlicher Austausch von Fasern quer durch den Nerven hindurch (vgl. Fig. VIII). Dass es sich aber hier um wirkliche Fasern handelt, kann man auf guten Schnitten klar daran erkennen, dass die fraglichen Fasern nichts anderes sind, als faserförmig ausgezogene Protoplasmafortsätze der Randzellen, die sich zu den entgegengesetzten Randzellen hinüberziehen. Man kann die nämliche Beobachtung nun auch an den Randzellen des Radialnerven machen; hier sind aber die Verhältnisse in sofern schwieriger, als die Zellen viel gedrängter stehen. Hauptbedingung in beiden Fällen ist ein sehr guter Erhaltungszustand der Gewebe. Figur VI stellt die besprochenen Verhältnisse auf dem Tangentialschnitt des Radialnerven von Synapta, Figur VII auf dem Längsschnitt eines kleinen Nervenabschnittes von Cucumaria dar. Besonders die letztere Figur giebt ein sehr deutliches Bild von dem Verhalten der Fasern zu den Zellen und der Zellen untereinander. Radialnerven und Seitenäste unterscheiden sich in Hinsicht der Querfasern nur insofern, dass dieselben bei letzteren quer von dem einem Punkte der Peripherie zum andern laufen, bei ersteren dagegen von der Peripherie ausgehend sich an die Scheidewand anlegen.

Ausser dem soeben erörterten Querfasersystem wird das Nervenband der Länge nach von einem System von Längsfasern durchzogen. Die Zellen mit ihren queren Fortsätzen, sowie die Längsfasern sind die typischen Elemente der Holothuriennerven, sowohl in den Centralorganen, als auch in den peripheren Verzweigungen

Die Längsfasern unterscheiden sich optisch und in ihrem Verhalten gegen Reagentien in keiner Weise von den Querfasern; vielleicht sind sie theilweise ein klein wenig dünner. Ich habe oft den Eindruck gehabt, als ob auch Längsfasern von den Rand- und Innenzellen abgegeben würden, ferner auch, dass zuweilen eine Querfaser zwei Längsfasern brückenförmig vereine. Ich habe mit möglichster Sorgfalt und Objectivität ein derartiges Bild, dass ich von einem Längsschnittspräparat von Cucumaria erhalte, abgezeichnet (Fig. VII). Ich gebe indessen dies Bild und seine Deutung nur mit allem Vorbehalt. Die Längsfasern, welche in meiner Darstellung als Faserfortsätze der Zellen verlaufen, können zufälligerweise hier etwas winklig verlaufende Querfasern sein. Die brückenförmige Vereinigung von Längs- durch Querfasern ist vollends unsicher, und ist bei der ungemeinen Feinheit der Fasern ein definitives Urtheil nur sehr schwer abzugeben. Ich gebe in dieser Frage daher nur den subjectiven Eindruck wieder, den ich nach längerer Beschäftigung mit dem Gegenstande erhalten habe.

Teuscher fasst nur die Längsfasern als nervöse Elemente auf und hält die Randzellen und die Querfasern, deren Zusammenhang ihm noch unbekannt war, für Stützgewebe. Aus meiner ganzen Darstellung wird hervorgegangen sein, dass ich diese Auffassung nicht theile. Ich sehe hier ab von der Ansicht, dass auch die Längsfasern Ausläufer der Zellen seien und mit den Querfasern in sehr enger Beziehung stünden; denn, wie gesagt, ist diese Beobachtung zu unsicher, um irgendwelche Schlüsse darauf zu bauen. Aber auch ohnedies scheinen mir viele Gründe für die nervöse Natur der Zellen und Querfasern zu sprechen. Zunächst ist dies die eigenthümliche Anordnung der Randzellen bei den Aspidochiroten, insbesondere die beiden Zellsäulen, die unter dem Gesichtspunkt einer Stützfunction der Randzellenschicht unverständlich bleiben, als Anhäufung von Nervenzellen aufgefasst in ähnlichen Einrichtungen anderer Thiergruppen manche Analogieen finden würden. Ferner spricht für die nervöse Natur der Umstand, dass sich Quer- und Längsfasern optisch ganz gleich verhalten. Die grössere Dünne der meisten Längsfasern mag wohl daher rühren, dass man sie meist in grösserer Entfernung von ihren zugehörigen Zellen treffen wird, als die Querfasern. Was für mich aber am überzeugendsten ist, ist der Umstand, dass man im Sinnesepithel der Tentakeln und Füsschen (Fig. XVI) Zellen findet, in die sich die Nervenfasern ganz ebenso fortsetzen, und die sich ihrerseits ganz ebenso wieder in Fasern ausziehen, als dies die Randzellen

der Nervenbänder thun. — Was die Natur und Function der Scheidewand anlangt, die sich bei Aspidochiroten, Dendrochiroten und Synaptiden im Radialnerven vorfindet, so ist es mir nicht gelungen in dieser Beziehung irgendwelche Feststellungen zu machen, und will ich mich deshalb lieber auch aller Vermuthungen über diese Fragen enthalten.

Die Schlundcommissur zeigt histologisch keine bemerkenswerthen Abweichungen vom Radialnerven. Die Scheidewand setzt sich nicht in die Commissur hinein fort. Auf der inneren, dem Kalkring abgewandten Seite wird die Commissur von einer Randzellenschicht ausgekleidet; es ist dies die Fortsetzung der äusseren Randzellenschicht des Radialnerven, die entsprechend der Umbiegung des Nerven beim Eintritt in die Commissur hier zur inneren wird. Die innere Randzellenschicht des Radialnerven setzt sich nicht auf die entsprechende Fläche der Commissur fort; dieselbe entbehrt vielmehr der Zellenauskleidung. Im Inneren der Commissur finden sich bei den Füsschenholothurien zahlreiche Zellen eingestreut, die, wie die Innenzellen des Radialnerven, ganz dasselbe Verhalten zeigen, wie die Randzellen.

Ueber die histologische Structur der Zweignerven ist schon gesprochen; es wurde hervorgehoben, dass dieselbe bis auf den Mangel der Scheidewand vollständig mit der der Radialnerven übereinstimmt. Das specielle Verhalten und die Endigung der Tentakel- und Füsschennerven wird bei Gelegenheit der Sinnesorgane besprochen werden.

Die Nerven für die Haut werden von den Füsschennerven als ganz feine Zweige abgegeben. Figur IX zeigt einen solchen Hautzweig auf dem Längsschnitt, wie er vom Füsschennerv abgegeben wird und wie er sich schliesslich in vier feinste Endzweige auflöst. Auch hier noch bleibt die Zusammensetzung aus Fasern und Zellen sehr deutlich. Ganz ebenso in ihrer Structur verhalten sich die an den oben gekennzeichneten Stellen aus dem Radialnerven tretenden Muskelnerven. Dieselben pflegen sich sofort nach ihrem Eintritt in die Musculatur in sehr feine Zweige aufzulösen, so dass man Querschnitte stärkerer Bündel nirgends in einiger Entfernung vom Radialnerven auffindet. Ueber die Endigung der motorischen Fasern habe ich keine Beobachtungen machen können. Figur X stellt die Auflösung eines Muskelnerven in einen die Bündel umspinnenden Plexus und das Endverhalten der Zellen und Fasern, soweit ich es beobachten konnte, dar.

Sinnesorgane.

Es schien mir zweckmässig, meine Beobachtungen über Sinnesorgane bei den Holothurien in einem besonderen Abschnitt fortlaufend darzustellen und nicht den bei der Darstellnng des Centralnervensystems gemachten Abtheilungen unterzuordnen. Schon oben wurde darauf hingewiesen, dass die Synaptiden nur in einzelnen jungen Exemplaren in das Bereich dieser Untersuchungen gezogen werden konnten. Die Sinnesorgane waren bei denselben schon in der Anlage vorhanden, und scheinen die histogenetischen Vorgänge hier sehr interessant zu sein. Die Lückenhaftigkeit meiner Beobachtungsreihen bestimmt mich aber dazu, die Synaptiden lieber ganz ausser Spiel zu lassen und nur auf die von mir bei den Füsschenholothurien aufgefundenen Sinnesorgane einzugehen.

Beobachtet man eine lebende Füsschenholothurie, so wird sich jedem sofort der Eindruck aufdrängen, dass die Füsschen und der Tentakelapparat in eminenter Weise der Wahrnehmung äusserer Eindrücke dienen. Die Füsschen werden bei der leisesten Berührung eingezogen, und die Tentakeln scheinen noch empfindlicher zu sein, da die geringste Bewegung des Gefässes, in dem man die Thiere hält, genügt, um den ganzen Apparat zur Einstülpung zu bringen. Es ist sehr zu bedauern, dass Romanes und Ewart[1]) in ihren schönen Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit der Echinodermen nicht ausdrücklich angeben, dass sie bei den Holothurien in dieser Richtung negative Resultate gehabt haben. Doch scheint dies stillschweigend in ihrer Darstellung zu liegen und würde auch mit meinen eigenen, freilich ziemlich rohen Experimenten übereinstimmen.

Ehe ich eine genauere Beschreibung der in Füsschen und Tentakeln von mir aufgefundenen Sinnesepithelien gebe, möge es mir erlaubt sein, etwas näher auf die Anatomie dieser Theile überhaupt einzugehen. Die beste Vorstellung von dem Wesen des ganzen Sinnesapparats wird man, glaube ich, erhalten, wenn man von den Füsschen ausgeht. Diese — sozusagen bewegliche Hauttheile der Echinodermen — mussten gerade in Folge ihrer Beweglichkeit von vornherein am geeignetsten sein, neben ihrer primär locomotorischen Thätigkeit die empfindende Function der gesammten Epidermis vorwiegend auf sich zu vereinigen. Ein Theil von ihnen,

---

[1]) Romanes and Ewart: „On the locomotor system of Echinodermata.“ Philosophical Transactions of the Royal Society. 1881.

und zwar der in der Nähe des wichtigen Schlundeinganges gelegene und von der Schlundcommissur innervirte, widmete sich endlich ausschliesslich der empfindenden Function und trat zu Gruppen zusammen, und zwar derart, dass die Aequivalente der einzelnen Füsschen, sich als Endknospen der Verzweigungen einer Anzahl von Hauptstämmen darstellen. Die Verzweigung geschieht bei den Dendrochiroten nach dem Typus der Traube, bei den Aspidochiroten nach dem Typus der Dolde (vgl. Fig. XI und Fig. XIII). In die Axe jedes Hauptstammes tritt ein starkes Wassergefäss und giebt in alle Aeste und Aestchen des Stammes Zweige ab, so dass in jeder Endknospe auch ein Wassergefässzweig blind endigt.

Die Wandungen der Wassergefässe werden grösstentheils gebildet von einem starken Längsmuskel. Derselbe ist am schwächsten in den Hauptstämmen der Tentakeln, nimmt in Füsschen und Tentakeln gegen das blinde Ende der Wassergefässe an Dicke zu und ist am bedeutendsten da, wo er sich an die später zu beschreibenden Endplatten inserirt. Gegen das Lumen des Wassergefässes trägt diese Längsmusculatur eine mehrschichtige, endotheliale Auskleidung. Durch diese Structur wird sofort der Mechanismus der Vor- und Zurückstreckung von Tentakeln und Füsschen klar. Die Ausstülpung erfolgt durch Wassereintritt bei erschlafftem Muskel. Die Zurückstülpung geschieht durch Zurückschlürfen des Wassers bei gleichzeitiger Muskelcontraction. Auf diesem Wege können die Aestchen in die Aeste und diese in den Hauptstamm eingestülpt werden. Um den Mechanismus des Ansaugens zu verstehen, müssen wir zuvor noch die weitere Structur der Füsschen betrachten.

Da wo der Füsschennerv den Radialnerven verlässt und zusammen mit dem Wassergefäss zum Füsschen verläuft, stellt er einen rundlichen neben dem Wassergefäss liegenden Strang dar. (vgl. Fig. IX). Im weiteren Verlauf jedoch umgreift er als scheidenförmige Röhre die Wandung des Wassergefässes. Ein ganz gleiches Verhalten zeigt der Tentakelnerv, und erkennt man an diesem bei seiner bedeutenderen Dicke an einer Stelle eine deutliche Anschwellung des Nervenrohres (vgl. Fig. XI und Fig. XII). Nach aussen von der Nervenscheide folgt in Füsschen und Tentakel eine starke, vielfach mit Kalkgebilden durchsetzte Bindegewebsschicht, zu äusserst endlich die Epidermis.

Bekanntlich sind Füsschen und Tentakelenden distal nicht offen, sondern sind durch plattenförmige Gebilde verschlossen.

Die Deckplatten, ursprünglich sicherlich blosse Epidermoidalgebilde, zeigen eine von der übrigen Epidermis in vielen Stücken abweichende Structur. Im Füsschen hängen sie mit dem Epidermismantel des Cylinderstücks durch weiche und faltige Epidermismassen zusammen, so dass sie sowohl in das Lumen des Wassergefässraumes eingezogen, als auch bis an das Füsschenende vorgestossen werden können. An sie inserirt sich die Längsmusculatur der Wassergefässe, bei den Füsschen der Aspidochiroten unter Vermittlung bindegewebiger, theilweise mit Kalkgebilden durchsetzter Elemente. Der Mechanismus des Ansaugens der Füsschen ist nun folgender. Zunächst wird das Füsschen vermittelst des Wassergefässstroms mit seiner Endplatte und dem sie umgebenden Hautwall fest gegen die Unterlage gedrückt. Während nun das Füsschen im Zustande der Wassergefässfüllung verharrt, und der periphere Epidermiswall luftdicht gegen die Unterlage gestemmt bleibt, wird die Endplatte stempelartig vermittelst der Längsmusculatur in das Lumen zurückgezogen, und der zwischen ihr und der Unterlage zurückbleibende luftleere Raum bewirkt, dass das Füsschen nunmehr so fest an der Unterlage haftet, dass man es eher abreissen, als vor Erschlaffung der Muskelcontraction loslösen kann. Wir sehen also, dass das Ansaugen durch combinirte Wirkung der Wassergefässspannung und Gefässmuskelcontraction erfolgt.

Es bleibt noch übrig, die feinere Structur der Endplatten genauer ins Auge zu fassen. Betrachten wir zunächst die Tentakelplatten der Aspidochiroten, die die einfachsten Verhältnisse darbieten, so zeigt es sich, dass der Nerv das blinde Ende des Wassergefässästchen überlagert und von diesem Lager aus massenhafte Fasern in die Endplatte ausstrahlt. In letzterer treten die Nervenfasern mit einem ziemlich breiten Lager von grosskernigen, Protoplasmaarmen Zellen in Verbindung, dergestalt, dass die Faser in dem Protoplasma der Zelle aufgeht, und diese ihrerseits nach der anderen Seite einen Protoplasmafortsatz als Faser entsendet. Auf diese Weise entsteht ein dichtes, mehrschichtiges, aus Fasern und Zellen bestehendes Epithel. Wie schon früher erwähnt, zeigen die Zellen in ihrem Aussehen und ihrem ganzen Verhalten zu den Fasern eine merkwürdige Aehnlichkeit mit den Rand- und Innenzellen der Nervenbänder. — Gegen die Endfläche der Sinnesplatte zu verschwinden in einer gewissen Entfernung vom Rande mit einem Schlage alle Zellen und allein die Faserfortsätze verlaufen ohne weitere Verzweigung parallel miteinander bis ganz

dicht an die Endfläche. Bevor sie dieselbe erreichen, theilen sie sich noch einmal — soweit dies auf Schnitten festzustellen ist — dichotomisch und setzen sich an die feine, hyaline Membran, die die Platte nach aussen hin begrenzt (vgl. Fig. XV u. Fig. XVI *A*).

Vorweg sei bemerkt, dass das soeben geschilderte Auslaufen des Sinnesepithels in Fasern und das weitere Verhalten derselben sich genau ebenso in den Füsschenendplatten der Aspidochiroten und Dendrochiroten wiederfindet (vgl. Fig. XVI *B*).

In den Tentakeln der Dendrochiroten ist das Verhalten insofern etwas modificirt, als die nur aus Fasern bestehende Randschicht hier viel schmäler ist, die Fasern weniger gerade und parallel verlaufen, mehr anastomosiren, und die Randmembran endlich, entsprechend dem Ansatze der Fasern eine gewisse Felderung mit bläschenförmiger Auftreibung zeigt (Fig. XVII). Es ist möglich, dass wir hier schon der Differenzirung der Tentakelendplatten zu einer weiteren Sinnesfunction gegenüberstehen. Im übrigen zeigen die Structurverhältnisse der Dendrochirotententakeln völlige Uebereinstimmung mit denen der Aspidochiroten. Nur sei auf die ungleich geringere Grösse der Tentakelendplatten bei ersteren hingewiesen und darauf aufmerksam gemacht, dass Fig. XIII bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet ist, als Fig. XI.

Die Endplatte der Füsschen bei Aspidochiroten und Dendrochiroten stimmt mit den analogen Gebilden im Aspidochirotententakel im wesentlichen überein. Der Hauptunterschied ist der, dass der das Wassergefäss überlagernde Nerv, ehe er in die Endplatte ausstrahlt, sich in eine Anzahl feiner Bündel auflöst und durch die bekannte Kalkrosette respective eine die Rosette ersetzende Bindegewebsschicht hindurchtritt. Diese Zwischenschicht hat ohne Zweifel den Zweck, dem Gefässmuskel einen besseren Angriffspunkt beim Acte des Ansaugens zu verleiten. Nachdem die Nervenbündel die Rosette durchzogen haben, verbreitert sich jedes Bündel zu einer kegelförmigen, aus Fasern und Zellen bestehenden Masse (vgl. Fig. XIV und Fig. XVI *B*). Die Nervenkegel fliessen dann im weiteren Verlauf zu einer einheitlichen Masse zusammen, bilden weiterhin ein dichtes mehrschichtiges aus Fasern und Zellen bestehendes Epithel, das, ganz wie in den Tentakeln, in eine Schicht paralleler Fasern ausstrahlt. Auch hier legen sich dann die Fasern an eine membranöse Hülle, die das ganze Gebilde nach aussen hin abschliesst.

Sollen wir aus der histologischen Structur der Tentakel- und Füsschenplatten einen Schluss auf den durch sie vermittelten Sinn

ziehen, so wird wohl Niemand zweifelhaft sein, in Uebereinstimmung mit den physiologischen Beobachtungen sich von allen bekannten Sinnen für den Tastsinn zu entscheiden. Es ist möglich, dass hier weniger directe Contactwirkung zum Tasten nothwendig ist, vielmehr schon minimale Wasserströme genügen, um auf die Randmembran einen Druck auszuüben, der von den Fasern den Zellen und von diesen dem Nerven vermittelt, im Centralorgan eine bestimmte Empfindung hervorruft.

Zusammenfassung und Schluss.

Es erscheint zweckmässig, am Schluss dieser Untersuchungen, die sich zum Theil um noch sehr dunkele und strittige Dinge handeln, zusammenfassend einen Ueberblick unserer nunmehrigen Kenntniss des Gegenstandes zu geben und scharf zu sondern, was als festgestellt zu erachten, und was nur mehr oder weniger wahrscheinlich gemacht ist. Wir wissen seit Krohn, dass das Nervensystem der Holothurien aus fünf Radialnerven besteht, die sich am Schlunde zu einer Commissur vereinigen. Von dieser werden die Tentakeln, von jenen die Muskeln und Füsschen innervirt; eine Innervation der Eingeweide ist noch nicht nachgewiesen. Physiologisch hat, wie die Durchschneidungsversuche beweisen, die Commissur als einheitgebendes Organ den Vorrang vor den Radialnerven, den Ambulacralgehirnen J. Müllers. Morphologisch sind letztere wahrscheinlich als das primäre anzusehen, und die allerdings nur ganz oberflächlichen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, die ich in dieser Hinsicht anstellte, scheinen dies zu bestätigen. Die Topographie der Ambulacra ist durch Teuscher aufgeklärt. Zweifelhaft bleibt nur, ob der grosse zwischen Nerv und Wassergefäss befindliche Hohlraum oder das kleine, mit Coagulum erfüllte Gefäss der äusseren Wassergefässwandung als Blutgefässraum anzusehen sei. Ueber diesen Punkt können nur Injectionen, die den Zusammenhang des einen oder des anderen Hohlraumes mit dem Eingeweidegefässsystem nachweisen, entgültige Entscheidung geben. In histologischer Beziehung wissen wir, dass die Nervenstränge der Holothurien aus Längsfasern, Querfasern und einem Zellbelag bestehen. Den Zusammenhang der Querfasern mit den Zellen glaube ich mit aller Sicherheit beobachtet zu haben. Fraglich ist noch das Verhältniss der Längsfasern zu den beiden anderen Constituenten, und ehe diese Frage entschieden ist, wird es Sache des subjectiven Urtheils bleiben, ob man die letzteren

auch als wirklich nervös auffassen will, oder nicht. Die Radialnerven werden durch eine Scheidewand in zwei Abschnitte getheilt; Natur und Function dieses Gebildes ist noch völlig unbekannt. Als Augenflecke werden von Müller bei Synaptiden Gebilde an der Tentakelbasis, als Hörorgane von Baur Bläschen am Ursprunge der Radialnerven bei derselben Holothuriengruppe beschrieben; beide Angaben bedürfen noch näherer histologischer Bestätigung. Mit voller Sicherheit darf man wohl die von mir beschriebenen Endplatten der Ambulacralfüsschen und Tentakeln als Sinnesorgane auffassen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dieselben eine äusserst feine Tastempfindung vermitteln.

Tafelerklärung.

Die Angaben über Vergrösserung beziehen sich auf ein Mikroskop von C. Zeiss in Jena. — Schwache Vergrösserung: Obj. A; Oc. II. Mittlere Vergrösserung: Obj. D; Oc. II. Starke Vergrösserung: Obj. F; Oc. II.

Figur I. Querschnitt durch ein Ambulacrum von Holoth. tub. bei schwacher Vergr. — *cu* Cutis. *rn* Radialnerv. *rm* Ringmuskel. *hl* Hohlraum zwischen Nerv und Wassergefäss, in dessen Wandung ein mit Coagulum *co* erfülltes kleineres Gefäss. *wg* Wassergefäss. *bw* Bindegewebe. *lm* der durch den Bindegewebsstrang getheilte Längsmuskel.

Figur II. Querschnitt durch den Radialnerven von Holoth. tub. bei mittlerer Vergr. *arz* äussere Randzellen. *zs* Zellsäulen. *irz* innere Randzellen. *iz* Innenzellen. *schw* Scheidewand, an welche sich die von den Zellen ausgehenden Querfasern anlegen.

Figur III. Theil eines Querschnitts durch den Radialnerven von Cucumaria Pl. bei starker Vergr. Buchstaben wie in Figur II.

Figur IV. Sehr dicker Tangentialschnitt (an Stelle eines Flächenpräparats) durch den Radialnerven von Stichopus regalis bei schwacher Vergr. Die deutlich hervortretenden Schichten sind Folge der verschiedenen Häufigkeit der Innenzellen (vgl. auch Fig. II). *r* Rand. 1. zellreichste Schicht. 2. zellärmere Schicht. 3. zellärmste Schicht. *zs* Zellsäulen. *fn* Füsschennerven. *mn* Muskelnerven.

Figur V. Längsschnitt durch den Radialnerven von Holoth. tub. bei mittlerer Vergr. Buchstaben wie in Fig. I und II.

Figur VI. Tangentialschnitt durch den Radialnerven einer jungen Synapta bei starker Vergr. *arz* äussere Randzellen. *irz* innere Randzellen. *quf* Querfasern, von den Zellen ausgehend und die ganze Quere der Nerven durchsetzend. *lf* Längsfasern.

Figur VII. Theil eines Längsschnitts durch den Radialnerven von Cucumaria Pl., stark vergrössert. Zeigt die Beziehungen der Zellen zu den Fasern (vgl. Pg. 23).

Figur VIII. Längsschnitt durch einen Tentakelnerven von Holoth. tub. bei starker Vergr. Buchstaben wie in den vorigen Figuren.

Figur IX. Füsschennerv *fn* auf einem Schrägschnitt getroffen, stark vergrössert. Hat drei Hautnerven *hn* abgegeben, von denen zwei auf dem Querschnitt, einer auf dem Längsschnitt getroffen ist. Letzterer, deutlich aus Fasern und Zellen zusammengesetzt, zeigt mehrere knotenförmige Anschwellungen und löst sich endlich in vier Endfasern auf. *wg* Wassergefäss. *e* Endothelauskleidung, *lm* Längsmusculatur der Wandung des Wassergefässes.

Figur X. Endast eines Muskelnerven, der sich in einen die Bündel umspinnenden Plexus auflöst. Starke Vergr.

Figur XI. Schematischer Längsschnitt durch einen Tentakelast von Holoth. tub., schwach vergrössert. Hier und in den folgenden Figuren ist, soweit Farben angewandt sind, der Nerv gelb, das Wassergefäss mit seiner musculösen Wandung tief schwarz gezeichnet. *epid* Epidermis. *n* Hauptnervenstamm, entspricht der Anschwellung *a* in Fig. XII, während n_1 *b* entspricht. n_2 Endast des Tentakelnerven. *bw* Bindegewebe mit reichen Kalkeinlagerungen. *wg* Wassergefäss. *epl* Endplatte.

Figur XII. Querschnitt durch einen Tentakelstamm von Holoth. tub. Buchstaben wie in Fig. XI. *a* Anschwellung des Nervenrohrs, entspricht *n*. *b* ein anderer Punkt desselben, entspricht n_1.

Figur XIII. Schematischer Längsschnitt durch einen Tentakelast von Cucumaria Pl.-Obj. C, Ocul. II. — Buchstaben wie in Fig. XI.

Figur XIV. Schematischer Längsschnitt durch ein Füsschen von Holoth. Poli. *wg* Wassergefässwandung (stark muskulös). n_0 Nerv. *bw* Bindegewebe mit Kalkeinlagerungen. *epid* Epidermis. *kr* Kalkrosette. *nk* Nervenkegel. *zsch* Zellschicht. *fsch* Faserschicht. *mh* membranöse Hülle.

Figur XV. Längsschnitt durch eine Tentakelendplatte von Holoth. tub. bei mittlerer Vergrösserung. *lm* Längsmuskelfasern der Wassergefässwandung. Sonst Buchstaben wie in Figur XIV.

Figur XVI. Längsschnitt durch Tentakelendplatte *A* und Füsschenendplatte *B* von Holoth. Poli bei starker Vergr. Zeigt die Gleichwerthigkeit der Schichten in Tentakel- und Füsschenendplatte. *nb* Nervenbündel, welche die Kalkrosette durchziehen. Sonst Buchstaben wie in Fig. XIV.

Figur XVII. Längsschnitt durch den Rand einer Tentakelplatte von Cucumaria Pl., stark vergrössert. Buchstaben wie in Fig. XIV.

Ueber den

Corvus japonensis Bonaparte

und sein Verhältniss zu

Corvus corax L.

Von

Prof. Dr. D. Brauns,
früher in Tokio.

Mit Tafel XXVII.

Die Corviden Japans nehmen unter den Singvögeln insofern eine nicht unwichtige Stellung ein, als diese kosmopolitische Familie die Verwandtschaften der japanischen Fauna mit anderen Faunen sehr wohl zu erläutern im Stande ist, um so mehr, als die Zahl der auf den japanischen Inseln angetroffenen Arten keineswegs gering ist.

Von Geschlechtern zunächst ist Corvus selbst, Monedula, Pica einschliesslich der Cyanopica oder des Cyanopolius, Garrulus, Nucifraga vertreten, von denen nur die letzte mit nur einer Art auftritt, während Corvus 3 (angeblich sogar 4), Monedula 2, Pica, wenn wir die blaue Elster generisch nicht trennen, 2 Species zählt, und Garrulus abgesehen von zwei Arten, G. sinensis Gonld. und G. Lidthi Bonap., deren Vorkommen in Japan sehr zweifelhaft ist, ebenfalls 2 Species aufweist. Von diesen 10 (oder 11) Arten sind nun selbst in dem Verzeichnisse, welches Blakiston und Pryer im 10. Bande der Transactions of the Asiatic Society of Japan, Seite 84—186, veröffentlichen, und in welchem den Ansichten der Verehrer „geographischer" Arten und der passionirten Artentrenner wohl möglichst weitgehende Concessionen gemacht sind, 4 als identisch mit europäischen Species anerkannt, nämlich die Nucifraga-Art, zwei Raben, Corvus corax L. und corone L. und die gemeine Elster.

Es soll hier nicht darauf eingegangen werden, inwiefern die Trennung der ostasiatischen blauen Elster von der spanischen und die des Garrulus japonicus Bonap. von dem Garrulus glandarius L. gerechtfertigt ist. Was den letzteren anlangt, mag nur bemerkt sein, dass unbedingt Uebergänge zwischen unserer westlichen Form und der japanischen existiren, welche diese beiden Extreme auch örtlich verbinden und die immer nur geringen Differenzen in der Färbung des Gefieders mit einander verknüpfen; daher denn auch die Auffassung Temminck's und Schlegel's, nach welcher Garrulus japonicus nur eine Varietät des gemeinen Eichelhehers ist, doch schliesslich die allein gerechtfertigte sein dürfte. Mag auch das Auffinden und Aufstellen einer Art, die als „quite a local species" figuriren kann, für Lokalsammler und -Forscher ein gewisses Interesse haben, so sollte man doch nie vergessen, dass mit einem blossen exotischen Namen der Wissenschaft unmöglich gedient ist. Ist man doch in so vielen Fällen den Nachweis eines wirklichen Artunterschiedes schuldig geblieben — manchmal sogar, wenn ein Subgenus aufgestellt ward —, dass unbedingt die grösste Vorsicht solchen neuen Namen gegenüber geboten ist. Von Vögeln möchten z. B. Hirundo gutturalis Scop., Yynx japonica Bonap., Coturnix japonica Temm. & Schl. (von diesen mit Vorbehalt gegeben) zu nennen sein; ebenso aber auch die blaue Elster Südwesteuropas, welche von Bonaparte als Cyanopica Cooki von der Pallas'schen Art — wie es scheint, zumeist aus thiergeographischen Rücksichten — abgetrennt wurde. Wenigstens ist das weisse Schwanzende, das ohnedem bei der östlichen Form nicht constant ist, gewiss kein genügendes Motiv zu einer wirklichen Artentrennung.

Es würden, wenn man diese beiden Arten nur als Farbenvarietäten auffasst, sonach nur 4 (oder 5) eigenthümliche, d. h. nicht europäische oder besser gesagt, nicht allgemein-paläarktische Arten übrig bleiben. Von diesen sind nun 2, die zweite Heherart (G. Brandtii Ev.) und eine der Dohlen (M. daurica Pall.) entschieden nordländisch — nordchinesisch-sibirisch — und theils (die erstere Art) nur nordjapanisch, theils (die zweite Art) selten. Es bleiben daher nur 2 (oder 3) selbständige Arten, deren eine, die Monedula neglecta Schlegel, anfänglich als Jugendzustand der M. daurica aufgefasst und in der Fauna japonica Siebold's abgebildet und beschrieben, in der That — soviel mir bekannt — ausserhalb Japans nicht gefunden ist. Die leicht kenntliche Art ist nicht nur an genannter Stelle, sondern oft auch von Japanern

abgebildet und nächst der dritten Art, die ich nicht als selbständig ansehen kann und daher nur als fraglich neben den beiden anderen führte, in Japan am besten bekannt, obwohl die blaue Elster ihr an Häufigkeit keineswegs nachsteht. Die zweite, Corvus pastinator Gould, ist in ähnlicher Weise ein japanisches Analogon von unserer Saatkrähe, wie die vorige Dohlenart von der daurischen.

Auf diese Weise ist die Frage nach der letzten Art, welche von Blakiston und Pryer bereits in ihrem frühern Cataloge (nämliche Zeitschrift Bd. 8, Seite 172 ff) sub Nr. 189 nicht ganz zutreffend als „intermediate between the Carrion Crow and the Raven", d. i. also zwischen Corvus corone und corax, geschildert wird, im neuen Kataloge aber unter derselben Nummer und unter Wiederholung obiger Notiz sehr scharf dem Corvus corax gegenübergestellt wird, keineswegs eine ganz unbedeutende, und es möchte in Folge dessen sich wohl rechtfertigen, dass ich einer ähnlichen, innerhalb der Säugethierklasse gemachten Studie (dieser Zeitschrift Bd. XIV, pag. 577) die über diese Species hier anreihe.

Bei der relativen Wichtigkeit vorliegender Art verlohnte es sich wohl auch für die verdienstvollen Verfasser des Catalogue of the Birds of Japan, zur Wahrung ihres Standpunktes Gründe für eine Trennung der beiden Arten, nämlich des Corvus japonensis Bonap. und des gemeinen Kolkraben, vorzubringen.

Was meine Stellung zu dieser Frage anlangt, so habe ich — da ich schon frühzeitig die bei uns immer seltener vorkommende grösste europäische Rabenart kennen zu lernen reiche Gelegenheit hatte — vom Beginne meines Aufenthaltes in Japan stets die ausserordentliche Aehnlichkeit beobachten und auch gehörig würdigen können, welche zwischen dem japanischen Raben, dem Karasu [1]), und unserem Kolkraben obwaltet, nicht nur in Statur, Habitus und Gefieder, sondern auch in der Stimme, den Bewegungen und sonstigen Manieren, sowie namentlich auch — wenn ich mich so ausdrücken darf — in den moralischen und intellectuellen Eigenschaften der beiden Arten. Der einzige Unterschied ist, dass der Karasu gesellig lebt und sich nicht scheut, innerhalb

[1]) Bei Blakiston „Hashibutogarasu", d. h. Dickschnabel-Karasu, im Gegensatz zu „Hashibozogarasu", d. h. Schmalschnabel-Karasu, nämlich Corvus corone. Die Angabe dieser Namen möchte um so auffallender sein, als Blakiston und Pryer gegen die echte Kolkrabennatur des Erstern so viel zu erinnern haben.

der Städte u. s. w. seinen Standort zu wählen, und dass in Folge dessen die Cooperation mehrerer Individuen, wenn sie auf Raub ausgehen oder andere Thiere überlisten, weit häufiger zur Erscheinung kommt, als bei uns.

Körperlich unterscheidet sich nun der japanische Rabe auf den ersten Blick allerdings vom europäischen Kolkraben durch geringere Grösse. Allein dies ist doch unbedingt kein gutes specifisches Merkmal, und so sprach ich stets die Ueberzeugung aus, dass nur eine genaue Nachmessung der Grössenverhältnisse und besonders auch eine genaue Vergleichung der Schädel- und Schnabelform die Frage endgültig entscheiden könne, ob Corvus corax und japonensis zu trennen oder zu vereinigen seien. Von vorn herein trat ich jedoch zweien der von Blakiston gemachten Aeusserungen mit Entschiedenheit entgegen. Erstens konnte ich auf Grund des mir vollständig vorgelegten Materiales die Ueberzeugung aussprechen, dass der in ein paar Exemplaren von Yetorup, einer der grössten und südlichsten kurilischen Inseln, in die Sammlungen von Yesso gebrachte Corvus corax L., Nr. 191 des Blakiston-Pryer'schen Kataloges n i c h t von Corvus japonensis Bonap. zu trennen sei und nur aus ungewöhnlich grossen und alten Exemplaren der nämlichen Art bestehe, welche die genannten Autoren unter Nr. 189 als Corvus japonensis führen. Zweitens aber sprach ich ebenso entschieden meine Missbilligung der schon erwähnten Auffassung des Corvus japonensis als Z w i s c h e n a r t zwischen dem Kolkraben und der Krähe aus, und betonte stets, dass er ganz eng dem ersteren sich anschliesse und der letzteren, der Corone, nicht näher als Corvus corax selber verwandt sei.

Es gereicht mir nun in der That zur Genugthuung, dass ich durch Vergleichung des Corvus japonensis mit europäischen Exemplaren von Corvus corax die Identität sämmtlicher Verhältnisse des Skelettes festzustellen vermochte, zugleich aber — und dies möchte auch ein allgemeineres Interesse haben — darzuthun, dass die Unterschiede der absoluten Grösse in nicht geringem Grade mit solchen Charakteren Hand in Hand gehen, welche einem minder vorgeschrittenen Alter zukommen, so dass der sogenannte Corvus japonensis in der That in manchen Merkmalen den j ü n g e r e n Exemplaren des europäischen C. corax gleicht, welche mir vorlagen. Dies warf zugleich volles Licht darauf, wie es kam, dass der alt und gross gewordene japanische Karasu — in den kurilischen Exemplaren — bereits als C. corax geführt worden ist. —

Die einzelnen Merkmale durchgehend, wende ich mich zunächst zum Skelette und dessen Massen, die ich durch Vergleichung eines ausgewachsenen, kräftigen, männlichen Exemplars der anatomischen Sammlung zu Halle und eines von mir aus Tokio mitgebrachten, der nämlichen Sammlung einverleibten Skelettes eines ebenfalls männlichen Karasu gewann. Dass dies Skelett von einem erheblich jüngeren Individuum herrührt, war ein Uebelstand, der sich nicht leicht hätte vermeiden lassen; denn die dichtgeschaarten Karasu von Tokio, Yokohama, Hakodate u. s. w. erreichen eben durchschnittlich nicht das hohe Alter der vereinzelt in den Wäldern hausenden Raben. Setzen wir die Masse beider Thiere neben einander, so haben wir

	Bei dem deutschen Corvus corax: Mm.	Bei dem Karasu von Tokio: Mm.
Länge von der Schnabelspitze bis zum Hinterhauptloch (Mitte)	108	98
Schädel horiz. gemessen total	115	105
„ schräg gemessen total	118	108
Oberschnabellänge in Horizontalprojection	66	60
„ schräg von der Spitze bis zur Wurzel	69	63
Länge des Nasenlochs	19	18
Höhe des Schnabels an der Wurzel . . .	17	15
Vertikalabstand der Spitze von der Wurzel (in Projection)	26	23
Höhe des Schnabels am Vorderende des Nasenloches	16	15,5
Höhe des Schnabels in der Mitte zwischen da und der Spitze	11,5	11
Loch zwischen den beiden Augenhöhlen .	3 × 3	8 × 6
Augenhöhlen	27 × 20	26 × 19
Distanz des hinteren Endes desselben von der Schnabelspitze	93	87
Schädelhöhe	28,5	27
Schädelbreite (maximale, Orbitalgegend) .	46	42
Hintere Schädelbreite (max.)	43	38,5
Breite des Oberschnabels im Nasenloche .	24	22,5
„ dicht vor dem Nasenloche . . .	18	16,5
„ in der Mitte zwischen dort u. Spitze	12,5	12
Grösste Distanz der Unterkiefer	45	41,5
Breite d. Unterschnabels unter d. Nasenloch	24	22,5

	Bei dem deutschen Corvus corax:	Bei dem Karasu von Tokio
	Mm.	Mm.
Totale Länge des Unterkieferknochens . .	93	86
Länge des Schnabeltheils desselben . . .	54	50
Höhe des Unterschnabels	10	9
Vertikalabstand der Spitze vom inneren oberen Rande (in Projection)	13	11
Convexität des Knochens (Pfeilhöhe) . .	7	6,5
Grösse des Loches	8 × 3,5	10 × 5,5
„ „ Quadratbeines	19 × 14	18 × 13
Länge des Halstheils der Wirbelsäule . .	125	113
„ „ Brusttheils „ „ . .	58	53
„ „ Sacrums	58	52
„ „ Schwanzes schräg gemessen .	45	40
„ „ „ bis zur hintern Spitze	32	28
„ „ Pflugbeins	28	23,5
„ v. dessen überragendem Theil (schräg)	23	19
Maximale Dicke der Halswirbel	13	11,5
Breite des Sacrum im Max.	43	37
Das Sacrum biegt sich nach rückwärts (Pfeilhöhe)	5	3,5
Vordere Spina des Beckens, vom Hinterende des Sacrums in Projection gemessen	40	35
Die Gelenkpfannen des Femur liegen hinter dem vorderen Ende des Sacrum in Projection um	37,5	34
Dieselben liegen quer von einander . .	38	35
Länge des Furculum	57	52,5
„ „ Rabenbeins	56,5	51,5
„ der Scapula	66	60
„ des Humerus	90	80
Max. Breite desselben	25,5	19
Distanz der Gelenkpfannen von einander .	48	40
Vorderarmknochen	112 u. 103	92,5 u. 85
Hand total	103	91
Höhe des Sternum (incl. Seitentheile, in Projection)	42	32,5
Höhe desselben ohne Seitentheile . . .	31	23
„ der Crista	25	18,4
Untere Breite des Sternum	47	44

	Bei dem deutschen Corvus corax:	Bei dem Karasu von Tokio:
	Mm.	Mm.
Länge des Sternum	75	63,5
Grösse des Ausschnittes am Unterende . .	10 × 8	12 × 8
Die Seitentheile messen	22,5 × 12	20 × 10
Die letzten Rippen treten nach vorn um .	60	50
Hinterer Zweig derselben, von rückwärts schräg absteigend	70	60
Vorderer, von rückwärts schräg aufsteigend	45	40
Femur, Länge	66	60
Tibia, „	110	97
Laufbein, „	65	60
Längste Zehe	52	50
Seitenzehen	42	39
Hintere Zehe	43	41

Vergleichen wir die Columnen mit einander, so findet sich zuvörderst, dass bei keinem Masse eine erhebliche Abweichung sich vorfindet, wenn man durch Multipliciren der zweiten Columne mit 1,1 oder durch Division der ersten mit der nämlichen Zahl den Unterschied der absoluten Grösse, der folglich nicht mehr als 10 Procente beträgt, ausgleicht. Die einzigen wesentlichen Abweichungen, die sich dann noch finden, sind:

1) die Ausschnitte und Löcher, welche sich mit dem Wachsthum des Thieres und seiner Knochen ausfüllen, sind bei dem japanischen Exemplare geräumiger;
2) im nämlichen Verhältniss ist das Pflugbein noch etwas über obigen Ansatz hinaus schwächer;
3) das Sternum ist weniger entwickelt und
4) die Ober- und Vorderarmknochen ebenfalls; erstere zeigen auch eine schwache Distanz der Gelenkköpfe beider Seiten von einander;
5) die Zehen sind verhältnissmässig wenig von einander verschieden, und würden die des japanischen Raben, obgleich absolut kleiner, doch bei Anwendung obiger Verhältnisszahlen zu gross werden.

Alles dies sind nun unleugbare Zeichen eines juvenilen Zustandes und würden sich nothwendiger Weise bei jüngeren und weniger entwickelten Exemplaren unseres C. corax wiederfinden. Da nun die Differenzen gegen die oben angesetzten mittleren Verhältnisszahlen immer nur gering bleiben (die Humeri verhalten

sich wie 8:9, ihre Distanz wie 10:12, die Vorderarmknochen ebenfalls fast genau so, die Hand wie 100:113¼, die Zehen wie 100:104 bis 105) so ist es völlig unzulässig, von irgend welcher Abweichung in den Dimensionen des Skelettes zu reden, die als specifische Verschiedenheit gedeutet werden könnte.

Ganz besonders schlagend tritt dies beim Schädel und Schnabel hervor, auf den gerade Blakiston und Pryer sich berufen. Die Stärke und Länge des Schnabels vom japanischen Raben ist ebenfalls proportional der des europäischen Kolkraben, und was die Biegung anlangt, so zeigt eine Vergleichung der geometrischen Zeichnungen, welche ich neben einer ebenfalls geometrischen Abbildung des Schädels des sogenannten Corvus japonensis im Profil (Fig. 1) sowohl vom Oberschnabel des deutschen, als des kurilischen Corvus corax im Profil gebe (Fig. 2 u. 3), und denen noch die völlig einander ähnlichen und in der absoluten Grösse auch nur ein wenig — zu Gunsten des grösseren europäischen Exemplars — abweichenden Querschnitte des Oberschnabels (in Fig. 4 u. 5) beigegeben sind, dass die Behauptung Blakistons gänzlich aus der Luft gegriffen ist, nach welcher — trotz der geringeren absoluten Grösse des ganzen Thiers und trotz der geringen Schnabellänge, welche Blakiston beide noch dazu übertreibt[1]), — „the bill of the latter (C. Japonensis) much thicker, and the ridge more arched" sein soll.

Nicht besser ist es mit den übrigen Merkmalen bestellt, welche zur Unterscheidung der beiden angeblich distincten Species angegeben werden. Sonderbar berührt werden sich zweifelsohne vieler Leser durch den angeblich unterscheidenden Artcharakter finden: „the reflections of the black plumage are different". Es ist ohne Zweifel hierzu weiter Nichts zu bemerken, als dass ein unumwundenes Eingeständniss des Fehlens wirklicher Differenzen der Färbung des Gefieders daraus unschwer zu ersehen sein dürfte. Was zweitens die pfeilförmigen Federn an der Kehle und Oberbrust anlangt, so fehlen sie den japanischen Kolkraben keineswegs, sind jedoch meist weniger deutlich ausgeprägt und schön; ganz dasselbe findet sich jedoch an jüngeren Exemplaren des europäischen Kolkraben. Ich konnte dies an einem der Exemplare von Corvus corax in der zoologischen Universitätssammlung zu Halle aufs Schlagendste sehen,

[1]) Vergl. darüber unten, wo die Masse der äusseren Bedeckung besprochen werden.

und fand den Unterschied desselben von dem daneben befindlichen alten Exemplare weit stärker, als den der entwickelteren japanischen Exemplare von letzterem. Ich bemerke dabei, dass der Schnabel jenes jüngeren deutschen Corvus corax mit der Hornumhüllung, die ja auch den stark übergebogenen Haken an der Spitze bedingt, nur 69,5 Mm. misst, was auf eine Länge des Knochentheils von 64 bis 65 Mm. schliessen lässt und somit die Lücke zwischen den japanischen und europäischen Kolkraben beträchtlich ausfüllen hilft. Völlig unerklärlich erscheint endlich Blakiston's Aeusserung: „C. corax has a wedge-shaped tail; japonensis half round". Es ist doch eine sehr bekannte Sache, dass Corvus corax sich (nebst C. fragilegus) von den übrigen Krähen, C. cornix und corone, durch einen „stark abgerundeten Schwanz" unterscheidet, während die letzteren einen „geraden Schwanz" haben[1]), also eine Form, welcher sich die keilförmige nähert, die Blakiston fälschlich dem C. corax zuschreibt. Der Corvus japonensis des Kataloges von Blakiston und Pryer ist dagegen mit seinem gerundeten („half round") Schwanze ein echter Kolkrabe. Es wäre nun allerdings merkwürdig, dass der kurilische Rabe, welchen der Katalog als Corvus corax führt, einen „keilförmigen" Schwanz haben soll; indessen klärt sich dies sehr einfach dadurch auf, dass jene unbedingt senilen, ungewöhnlich grossen zwei Exemplare, welche auch mir vorlagen, im Gefieder etwas mangelhaft und zudem schlecht conservirt sind.

Nur einer ganz kurzen Widerlegung möchte die Schlussnotiz der betreffenden Katalogsnummer bedürfen, in welcher Blakiston auf die neuerdings proponirte generische Unterscheidung der Kolkraben und Krähen (Rabenkrähen), also auf Creirung der Genera Corvus und Corone einiges Gewicht legt und dabei hervorhebt, dass „modern ornithologists" den Corvus japonensis in das letztere Geschlecht gebracht hätten. Diese haben offenbar den echten japanischen Karasu nicht oder doch nicht genügend gekannt. Wie schon bemerkt, betont Blakiston selbst seinen starken und stark gekrümmten Schnabel; Temminck und Schlegel nannten ihn Corvus macrorrhynchus, stellten ihn also mit einer südlicheren, ebenfalls auffallend dickschnäbeligen Art zusammen, und Sharpe — den merkwürdiger Weise auch Blakiston und Pryer citiren — schliesst sich dem ebenfalls an.

---

[1]) Vgl. z. B. Blasius und Graf Keyserling, Wirbelthiere Europas I, pag. 169.

Die von Blakiston gegebenen Masse normiren sich folgendermassen: die bereits besprochenen kurilischen sehr alten Exemplare haben in der That eine Totallänge von etwa 660 Mm. bei 440 Flügellänge; allein deutsche Exemplare gehen (abgesehen vom Skelette, das nach Zusatz der Schwanzfederlänge von ca. 230 Mm. einer Totallänge von ca. 630 Mm. entspricht) auf 610 und 590 Mm. herunter, wobei noch zu bemerken, dass das Exemplar von 610 Mm. Totallänge ein schön entwickeltes ist mit ausgeprägter Pfeilform der oberen Brustfedern. Dasselbe hat ebenfalls 440 Mm. Flügellänge und 80 Mm. Schnabellänge (gegen 75 der kurilischen Exemplare und des obigen, im Skelett gemessenen, wenn man bei letzterem die Zubusse zurechnet, welche der — noch vorhandene — Hornschnabel ergiebt). Die Flügellänge geht bei dem anderen deutschen Exemplare auf 415 hinab, obgleich gerade bei diesem die Flügel noch 20 Mm. über das Schwanzende hinausstehen, während sie es bei dem ersteren nicht völlig erreichen.

Die japanischen Exemplare haben nach vielen von mir gemachten Messungen eine durchschnittliche Totallänge von keinenfalls weniger als 560 Mm., also nur 30 Mm. weniger als das jüngste der von mir aus Deutschland untersuchten Exemplare, und die Grösse des letzteren wird von manchen der Exemplare aus Tokio, Hakodate u. s. w. vollkommen erreicht, ja um ein Geringes übertroffen; das von mir notirte Maximum beträgt 595 Mm. Die Flügel zeigen dabei stets das für Corvus corax characteristische Verhalten, dass sie mindestens das Ende des Schwanzes erreichen. Da die Schwanzfederlänge auf 200—210 sich stellt, so ergiebt sich, dass die Flügellänge etwa 360 beträgt, was im Allgemeinen im Einklange mit den Massangaben Blakiston's steht, die nur durchgehends etwas zu klein ausgefallen sind und keinenfalls als wirkliches Mittel („average“) gelten können. —

Es erübrigt noch, die Eier zu berücksichtigen, welche Blakiston und Pryer ausdrücklich in den Kreis ihrer Argumentation ziehen. Wenn sie hierbei ein grosses Gewicht darauf legen, dass die „grünlichen, mit dunkleren Flecken versehenen“ Eier sich von denen der schwarzen Krähe nicht unterscheiden lassen, so geben sie damit im Grunde ein neues Merkmal an, das dem europäischen Kolkraben und dem japanischen gemeinsam ist. Denn die Färbung der Eier unseres Corvus corax ist genau die nämliche, wie bei C. corone[1]); beiderseits findet sich die bekannte grau-

[1]) Im Gegensatz auch zu C. cornix, deren Eier heller und weniger gesprenkelt sind.

grünliche Grundfarbe und eine Sprenkelung von braun, im Ganzen wolkig und ziemlich dicht, zugleich aber hie und da an bestimmten Punkten noch dunkler, gedrängter. Die Oberfläche der Eier beider Arten ist in der That so überraschend ähnlich, dass nicht leicht Jemand anders als durch die Grösse eine Sortirung vornehmen kann; höchstens möchte noch in Betracht kommen, dass im Verhältniss zur Länge der Dickendurchmesser bei Corvus corax durchschnittlich etwas stärker ist. In beiderlei Hinsicht aber, sowohl was die absolute Grösse anlangt, als in Betreff der Form, gehen beide Arten so in einander über, dass nur die Extreme, nicht die Mittelformen eine sichere Bestimmung zulassen. Es geht dies schon aus dem nicht sehr zahlreichen Materiale, das ich zur Verfügung hatte, unzweifelhaft hervor. Drei Eier von Corvus corax messen 46 × 36, 48 × 33 und 44 × 32 Mm.; die Mitteldimensionen sind daher 46 und 33,5. Der Cubikinhalt stellt sich bei den drei Eiern auf 46,5 ccm., 41 und 35,5, im Mittel auf 41 ccm., was nahezu auch der Cubikinhalt ist, der den obigen Durchschnittsdimensionen zu entspricht. Acht Eier von C. corone hatten 46 × 31, 45 × 31, 45 × 29, 45 × 29, 43 × 30, 42 × 31, 41 × 29 und 40 × 28 Mm.; die mittleren Dimensionen sind also $43^3/_8$ und $29^3/_4$, was einem Cubikinhalte von 30 ccm. entspricht. Dies ist zugleich der Durchschnitt der einzeln berechneten Cubikinhalte der 8 Eier, welche von 36 bis 23 variiren. Man sieht also, dass selbst die obigen Durchschnittsziffern der Dimensionen nicht sehr stark von einander abweichen, nämlich die der Längendimension um etwa 7 Procent, die der Dicke um etwa 12 Procent. Ferner sind die kleinsten Kolkrabeneier entschieden kleiner als die grössten Kräheneier und die Länge der ersteren kann erheblich unter das Maximum der letzteren sinken, während die Dickendimensionen sich wenigstens ausserordentlich nähern. Da auch der Nestbau nicht differirt, so gilt also Alles, was Blakiston vom Eierlegen des C. japonensis im Vergleich zu C. corone sagt, ebensogut vom C. corax.

Formuliren wir hiernach unsere Resultate, so müssen wir zuvörderst einräumen, dass die Mehrzahl der japanischen Exemplare von Kolkraben kleiner sind, als der Durchschnitt unserer Kolkraben. Rechnet man aber dagegen, dass die kolossal angehäuften Mengen von Raben, wie man sie in allen bewohnten Plätzen Japans und namentlich an allen nahe der See belegenen Orten findet, an denen die Fischnahrung der Menschen eine reichere ist, so ist es ganz klar, dass unter dieser Menge sich verhältnissmässig viel

mehr jüngere Exemplare finden müssen. Es ist mir zwar kein positives Datum hinsichtlich der Frage zur Hand, wie alt Raben werden können; dass sie aber im Allgemeinen ein beträchtliches Alter erreichen können, dürfte feststehen. Dies höhere Alter, und damit eine kräftige, dem höheren Alter zukommende Entwicklung oder auch einen senilen Habitus, werden voraussichtlich zumeist vereinzelte Exemplare — Standvögel der Wälder — erreichen. In Yezo, wo ich leider nicht in der Lage war, auch nur die geringste Jagdbeute zu erlangen, konnte ich doch wenigstens in den entlegenen Wäldern die schönsten und kräftigsten Exemplare des Karasu bemerken; dagegen zeigten sie sich überall, wo sie schaarenweis umherfliegen und sich durch Wegschaffen aller Abfälle als Helfer der Strassenpolizei nützlich machen, z. B. in Hakodate, Otaru, ganz ebenso wie in Tokio. Ihre Dreistigkeit ist hier wie dort mitunter fast unglaublich. Verfolgt werden sie eigentlich nicht, und daraus erklärt sich zur Genüge auch die grosse Zahl, in der sie an geeigneten Stellen vorkommen, die dann wiederum nicht ohne Beeinträchtigung der Grösse der einzelnen Individuen bleiben konnte.

Wenn man nun trotz alledem noch zögern wollte, die wirkliche Artidentität des — unter gänzlich veränderten Lebensbedingungen, denen jedoch das höchst intelligente Thier sich sehr vollständig anpassen konnte und angepasst hat, in seinen Gewohnheiten äusserlich etwas modificirten — japanischen Karasu mit dem C. corax anzuerkennen, so möchte gerade das Vorkommen der grösseren und älteren Exemplare auf Yetorup die letzten Zweifel beseitigen. Dass es in der That senile Formen sind, zeigt namentlich auch der Schnabel des einen, dessen Rand sich nach einwärts zu rollen beginnt; und da sie ganz ebenso gefiedert sind, da sie ferner trotz ihrer beträchtlichen Grösse sich doch keineswegs soweit von ihren übrigen japanischen Genossen entfernen (15 bis 16 Procent von den kleineren, kaum halb so viel von den grösseren Exemplaren), um deshalb schon zu einer abweichenden Species gerechnet werden zu müssen, so möchte der Bau des Körpers, und besonders des Schnabels und Schädels sie ohne allen Zweifel nur als gut entwickelte Exemplare derselben Species erscheinen lassen, deren minder entwickelte — wir dürfen nicht einmal sagen, zwergenhafte — Vertreter bisher als Corvus japonensis eine eigene Art gebildet haben [1]).

---

[1]) Nur beiläufig erwähne ich noch, dass die von Blakiston berichtete Unterscheidung der vermeintlichen beiden Arten durch die

Hiernach muss nun Corvus japonensis unbedingt Corvus corax — höchstens var. japonensis — genannt werden, und er erscheint nicht mehr als eine von der übrigen Welt isolirte Art, sondern vielmehr als örtlich vorgeschobener Vertreter einer echt paläarktischen und zugleich sehr wichtigen Art. Dieser Vertreter nun ist durch ungewöhnlich günstige Lebensbedingungen, hauptsächlich durch die ihm seitens des Menschen zu Theil gewordene Schonung, in den Stand gesetzt, sich in exceptioneller numerischer Stärke auszubreiten und andere Thierformen, welche sonst in erfolgreiche Concurrenz treten, zurück zu drängen; — jedenfalls ein lehrreiches Beispiel intellectueller Accommodation einer Thierart, das nur bis jetzt nicht zur Beobachtung kommen konnte, da man den japanischen Raben — mehr mechanisch, als wirklich zoologisch-wissenschaftlich — von seinem Hauptstamm künstlich abgetrennt und, allem Einspruche zuwider, in strenger Sonderung festgehalten hat.

Hoffentlich tragen diese Zeilen dazu bei, jenen Einspruch zu verstärken und einer correkteren Auffassung des Sachverhalts Eingang zu verschaffen.

---

auf Yetorup ansässigen Japaner vermuthlich gar nichts bedeutet, als den verschiedenen Standort; denn hamagarasu heisst nichts anders als „Strandrabe“. Watarigarasu kann allerdings nicht blos über die Insel geflogene Raben, sondern auch Raben, die von fernher zugeflogen, bedeuten; doch würde auch diese Auslegung ohne Belang sein.

Auch nur in aller Kürze möchte ich auf Holböll's C. corax var. littoralis von Grönland aufmerksam machen, dessen Unterschiede von unserem Kolkraben sich ebenfalls auf blosse Differenzen der Lebensweise reducirt haben, obgleich Holböll anfänglich eine Verschiedenheit des Verhältnisses von Schnabel und Tarsus annehmen wollte. (Vgl. Kroyer's nat. Tidskr. 1843, IV, p. 390 und Holböll's Beiträge z. Fauna Grönl. übers. v. Paulsen).

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. Profilansicht, geometrisch gezeichnet, vom Schädel des Karasu aus Tokio (des sogenannten Corvus japonensis Bonap.).

Fig. 2. Profil des Oberschnabels des Corvus corax L. aus Deutschland (Halle).

Fig. 3. Profil des Oberschnabels des kurilischen Kolkraben.

Fig. 4. Querschnitt des Oberschnabels von Figur 2, Contur $aa'c$ am Vorderende des Nasenloches genommen, wobei bc die Höhe ebendort bedeutet; die schraffirte Fläche stellt den Querschnitt in der Mitte zwischen Vorderende des Nasenloches und der Spitze dar.

Fig. 5. Querschnitt des Oberschnabels von Figur 1, ganz ebenso genommen.

Sämmtliche Figuren in natürlicher Grösse.

(Durch ein Versehen sind in Fig. 4 und 5 die schraffirten Flächen an den unteren Ecken ein wenig zu weit nach unten gezogen, welchen unerheblichen Fehler wir zu corrigiren bitten. Die Masstabellen ergeben das richtige Verhältniss.)

Die Tracheidensäume

der

Blattbündel der Coniferen

mit vergleichendem Ausblicke auf die übrigen Gefässpflanzen,

besonders die

Cycadeen und Gnetaceen.

Von

Max Scheit.

Mit Tafel XXVIII.

Einleitung.

Schon vielfach sind die Tracheidensäume der Blattbündel der Coniferen bearbeitet worden, zuletzt in einer Specialabhandlung von A. Zimmermann[1]), welche eine Wiederholung der darüber erschienenen Arbeiten an dieser Stelle entbehrlich macht.

Genannter Autor behält den von H. v. Mohl[2]) diesen Säumen gegebenen Namen „Transfusionsgewebe" zwar bei, trennt aber das von Thomas[3]) benannte „Querparenchym" davon, ohne dasselbe jedoch genauer zu beschreiben als letzterer.

Was die Modificationen bezüglich der Lage der Tracheidensäume, wie in Folgendem nach dem Vorgange von de Bary[4]) das „Transfusionsgewebe" genannt werden soll, anbelangt, so hat sie dieser schon genauer beschrieben, indem er zugleich jenem Gewebe seinen richtigen Platz unter den Bündelenden anwies. (Vgl. de Bary[4]) § 112).

Die Annahme Zimmermanns, dass wir es bei den hoftüpfelartigen Verdickungen der „Transfusionszellen" nicht mit normalbehöften Poren zu thun hätten, sowie seine Ansicht über die Entstehung der letzteren vermag ich auf Grund der in einem der folgenden Capitel mitgetheilten Untersuchungen nicht zu theilen.

Zeigt auch das „Transfusionsgewebe" (im Sinne Zimmermanns)

in mancher Hinsicht eigenthümliches Verhalten, so ist sein Vorkommen doch nicht auf die Blätter der Coniferen allein beschränkt.

In die Besprechung dieses Gewebes ist nicht nur Welwitschia, wie es de Bary[4]) thut, hereinzuziehen, sondern es müssen dabei ebenso die übrigen Gymnospermen, sowie auch die Angiospermen und Farne berücksichtigt werden, denn es finden sich alle möglichen Uebergänge von den Tracheidensäumen des einfachen, unverzweigten Coniferenblattbündels zu denen der letzten Bündelausläufer in den Blättern der übrigen Gefässpflanzen.

Die soeben aufgestellte Behauptung durch Beispiele zu unterstützen, ist die Hauptaufgabe dieser Abhandlung; die Funktion der Tracheidensäume näher zu erörtern, soll einer besonderen Arbeit vorbehalten bleiben.

In Folgendem sollen eigene, von früheren Angaben abweichende Beobachtungen mitgetheilt, scheinbar sich widersprechende Mittheilungen ausgeglichen, und das Gefundene unter allgemeine Gesichtspunkte gebracht werden.

Die Arbeit wurde unter der gütigen Leitung des Herrn Professor Stahl im botanischen Institute zu Jena ausgeführt; es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer an dieser Stelle für anregende Mittheilungen und das der Arbeit gewidmete Interesse meinen wärmsten Dank auszusprechen.

I. Allgemeine Betrachtung.

1. Kurze allgemeine Charakteristik der ausgebildeten Tracheiden und ihrer Anordnung. Inhalt.

Auf dem Querschnitte irgend eines ausgebildeten Coniferenblattes fallen an den beiden Flanken des Gefässtheiles Gruppen oder Säume eigenthümlich verdickter, kurzer Elemente auf, bald als gerade Flügel in das umgebende Parenchym ragend, bald den Gefässtheil, bald den Siebtheil oder beide zugleich umfassend. Stets befinden sich die Saumelemente sowohl unter sich als auch mit den angrenzenden Geweben in lückenlosem Zusammenhange. Die Säume selbst bilden eine Fortsetzung des Gefässtheiles (vergl. de Bary Fig. 183—185) und sind wie dieser verholzt, ihre Bestandtheile stehen auf dem Längsschnitte in Reihen über einander und nehmen nach dem Gefässtheile, sowie nach der Blattbasis hin an Länge zu, an Breite bedeutend ab, zuletzt vollständig in die Tracheiden des Gefässtheiles übergehend. Wie letztere sind auch sie im lebenden Baume mit Wasser gefüllt, so lange solches aus

dem Stammreservoir und weiterhin aus dem Boden nachströmt, wenn durch die Transpiration ein Wasserverlust eintritt. Selbst wenn diese ihr Maximum erreicht, sind unter den eben genannten Bedingungen die Saumelemente mit Wasser gefüllt wie folgender Versuch zeigen soll.

Nadeln von Pinus Pumilio wurden Ende Mai Nachmittags zwei Uhr im Freien bei brennender Sonnenhitze und heiterem Himmel, nachdem vorher einige Wochen trockene Witterung geherrscht hatte, unter Terpentinöl abgeschnitten. Die Herstellung von mässig feinen Quer- und Längsschnitten, sowie die mikroskopische Beobachtung wurde so eingerichtet, dass beständig Terpentinöl die Untersuchungsobjekte völlig einhüllte und jeglichen Lufteintritt verhinderte. Eine Luftblase war bei dieser Behandlung weder in den Säumen, noch im Gefässtheile zu bemerken, nur winzige Oeltröpfchen zeigten in einigen der Saumbestandtheile zitternde Bewegung an der Oberfläche des das Lumen der letzteren ausfüllenden Wassers.

Ferner wurden Nadeln einen halben Tag abgeschnitten frei liegen gelassen und dann erst in Terpentinöl gelegt, im Uebrigen, wie vorher beschrieben, behandelt. Auch jetzt waren keine Luftblasen zu entdecken, sondern das beim Schneiden gebrauchte Oel erfüllte vollständig die Lumina.

Werden die erwähnten Vorsichtsmassregeln nicht beobachtet, dann tritt alsbald Luft in die angeschnittenen Saumtheile, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man einen Querschnitt durch eine Pinusnadel, die einem unter einer Glasglocke feuchtgehaltenen Bäumchen entnommen wurde, ohne Deckglas unter dem Mikroskope beobachtet.

Die oben mitgetheilten Beobachtungen führen zu dem Schlusse, dass der Gefässtheil mit seinen Säumen im lebensthätigen Blatte Wasser oder Wasserdampf, nicht aber Luft enthält.

2. Nachweis der Geschlossenheit der Tracheiden.

Verdickungsform und Inhalt der Saumelemente berechtigen noch nicht zum Gebrauche der Bezeichnung „Tracheiden" für dieselben, es muss zuvor ihre Geschlossenheit nachgewiesen werden.

Betrachten wir zunächst die netzfaserig verdickten Elemente, z. B. der Säume von Taxus baccata. Die mikroskopische Untersuchung mit Chlorzinkjod behandelter Schnitte lehrt, dass die unverdickt gebliebenen Stellen nicht durchbrochen sind.

Schwieriger ist auf diese Art die Geschlossenheit der Hoftüpfel nachzuweisen.

Um möglichst feine, gleichmässige Schnitte zu bekommen, wurden Pinus-Nadeln, von denen die derbwandige Epidermis und Hypodermis entfernt worden waren, in Gummi-Glycerin auf Hollundermarkscheibchen befestigt, mit absolutem Alkohol gehärtet, und dann mittelst eines scharfen Messers Querschnitte hergestellt; auf diese Weise bekommt man solche von grösster Feinheit. Um sie deutlicher zu machen, färbt man mit Phloroglucin-Lösung und Salzsäure roth. Betrachtet man nun bei starker Vergrösserung einen Tüpfel, der in der Mitte vom Schnitte getroffen wurde, so bemerkt man die Schliessmembran als äusserst dünnes, nur in der Mitte stärkeres Häutchen, welches den Tüpfelraum mittendurchsetzt, wie es Fig. 19 darstellt. Unter Benutzung des Abbe'schen Beleuchtungsapparates gelingt es, überall, wo der Tüpfel glatt in der Mitte durchschnitten wurde, die Schliessmembran aufzufinden, andere Tüpfel geben oft zu Täuschungen Anlass.

Die Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchung fanden auf folgende Weise ihre experimentelle Bestätigung.

Kiefernadeln, sowie Blätter von Cunninghamia sinensis wurden an beiden Enden abgeschnitten und sogleich in das kurze Ende einer Uförmigen Röhre möglichst dicht eingekittet. Hierauf wurde Wasser mit fein vertheiltem Zinnober in die Röhre gegossen, so dass die Versuchsobjekte mit ihren Schnittflächen in die Mischung eintauchten. Erfolgte dann ein mässiger Hg-Druck auf die Flüssigkeit, so trat diese alsbald klar an den Gefässtheilen und Säumen der oberen Schnittflächen aus. Mikroskopisch liess sich nachher feststellen, dass die Zinnobertheilchen nur so weit in die Tracheiden des Gefässtheiles und in die Saumelemente eingedrungen waren, als dieselben durch den Schnitt geöffnet wurden; die Tüpfelräume der injicirten Elemente waren mit Farbstoff ausgefüllt.

Die Saumelemente machen also keine Ausnahme von den Tracheiden des Holzes in Bezug auf die Geschlossenheit der Hoftüpfel; ihre Verdickungsform, ihr Inhalt und ihre Geschlossenheit charakterisiren sie als echte Tracheiden, der Umstand aber, dass sie zu Säumen vereint das Bündel begleiten, um es an seinem an Masse zurücktretenden Ende als Haube kurzer, mehr oder weniger isodiametrischer Elemente zu bedecken, verleiht ihnen ein eigenthümliches Gepräge.

II. Specielle Betrachtung.

Es liegt nicht in meiner Absicht, eine Zusammenstellung aller Verdickungsformen zu geben, wie sie an den Saumtracheiden der bisher untersuchten Coniferenblätter auftreten, vielmehr beschränke ich mich auf die Klarlegung sich widersprechender Angaben, die ohne Rücksichtnahme auf das jeweilige Entwickelungsstadium, in welchem sich gerade das Untersuchungsobjekt befand, gemacht wurden. In den folgenden Betrachtungen ist daher nur das völlig ausgebildete Blatt berücksichtigt worden, die Modificationen in Bezug auf Verdickungsform und Anordnung der Tracheiden zu Säumen, sollen später behandelt werden.

A. Coniferen.

1. Abietineen.

Abweichend von den nur mit typischen Hoftüpfeln versehenen Saumtracheiden der übrigen Abietineen verhalten sich die von Larix americana und Larix europaea (Fig. 4).

Bertrand[5]), auf dessen zahlreiche Abbildungen an dieser Stelle hingewiesen sei, giebt für Larix an, dass die Zellen des „tissu aréolé", wie er die mit Hoftüpfeln versehenen Saumtracheiden nennt, sclerificirt und in „fibres pseudolibériennes" umgewandelt seien; er scheint also die Bastfasern für umgewandelte Tracheiden zu halten, ohne jedoch einen Grund dafür zu haben. Seine Abbildung des Blattquerschnittes von Larix zeigt Hoftüpfel an den Tracheiden.

De Bary[4]) sagt, dass der Tracheidensaum bei Larix europaea fehle oder höchst schwach entwickelt sei.

Zimmermann[1]) nimmt genannte Pflanze von den Pineen betreffs der Verdickungsform aus, ohne jedoch etwas Näheres darüber anzugeben.

Fassen wir zunächst Larix europaea in's Auge.

Von den Flanken des Gefässtheiles erstrecken sich ein Stück um den Siebtheil zwei Gruppen von je 3—4 grosslumigen, netzfaserig verdickten Saumtracheiden. Zwischen den Netzfasern sind zuweilen Hoftüpfel zu bemerken, sowie an macerirtem Material alle möglichen Uebergänge zwischen beiden Verdickungsformen.

Bei Larix americana walten spaltenförmige Tüpfel vor, so dass die Membran netzartig verdickt erscheint.

Betreffs der übrigen Abietineen ist noch zu erwähnen, dass auch die umgewandelten Laubblätter Hoftüpfel an den Saumtracheiden besitzen. So verhielt sich ein breites, grünes Knospenblatt von Abies excelsa in Bezug auf die Säume ganz wie die gewöhnliche Nadel. Picea alba Lk. zeigte auf einem Querschnitte durch die junge Zapfenschuppe 12—15 Bündel, die an den Flanken des Gefässtheiles mit den für das gewöhnliche Blatt charakteristischen Säumen versehen waren.

2. Araucarieen.

Während die Saumtracheiden der Abietineen relativ schwach verdickte, grosse Hoftüpfel besitzen, sind letztere bei den Araucarieen stark verdickt, klein und zahlreich. Am deutlichsten treten die Hoftüpfel noch bei Cunninghamia sinensis vgl. de Bary[4]) (Fig. 183) auf, während sie bei Araucaria und Dammara oft so dicht beisammenstehen, dass die Membran siebporig, oder, wenn die Hoftüpfel spaltenförmig in die Länge gezogen sind, netzfaserig verdickt erscheint. Sämmtliche Bündelenden werden bei den beiden letztgenannten Pflanzen von einer gemeinsamen Tracheidenhaube überdeckt.

Auch in dieser Familie sind die Zapfenblätter wie die Laubblätter mit Tracheidensäumen ausgestattet.

3. Taxodieen.

Im Vergleich zu den beiden vorigen Familien sind bei den Taxodieen die Tracheidensäume mässig entwickelt, am stärksten sind sie bei Wellingtonia gigantea, am schwächsten bei Taxodium distichum ausgebildet.

Die Saumtracheiden besitzen kleine Hoftüpfel, zwischen denen feine Netzfaserverdickung auftritt, so dass die ausgebildeten Tracheiden eher netzfaserig verdickt zu nennen sind; besonders gilt dies für Taxodium, weniger für Wellingtonia.

4. Cupressineen.

Die Familie der Cupressineen zeichnet sich durch gut entwickelte Säume aus, deren kleine Tracheiden sehr stark und eigenthümlich verdickt sind [1]), derart, dass sich von einfachen Hoftüpfeln

---

[1]) Aehnliche Verdickungen beschreibt Dr. Paul Schulz in einer nach Fertigstellung dieser Abhandlung erschienenen Arbeit „Das Markstrahlgewebe etc.“ an den „Hofporenzellen“, welche mit den normalen Markstrahlzellen zusammen bei den Abietineen auftreten und nach gen. Autor als Wasserbehälter anzusehen sind.

bis zu solchen mit zapfen- und wurzelförmigen Fortsätzen alle möglichen Uebergänge finden.

Einfache Hoftüpfel fand ich bei Chamaecyparis pisifera (Fig. 10), Thuja Menziesii und occidentalis, ferner bei Thujopsis dolabrata, Cupressus thujoides. Da auf dem Querschnitte die Tracheidenmembranen meist schiefgestellt sind, so bekommt man gewöhnlich die Tüpfel von der Seite zu sehen und sehr häufig sieht man daher die sich gegenüberliegenden Pori nebeneinander liegen, zumal da die Tüpfelwandungen sehr durchsichtig sind.

Die eben beschriebene Erscheinung bietet Libocedrus decurrens. Hier treten bereits die ersten Anfänge zu zapfenartigen Fortsätzen auf (Fig. 11), deren Ausbildung nach folgender Reihe fortschreitet: Cupressus sempervirens und funebris, Biota orientalis und tatarica, Juniperus sabina und squamata. Die vier zapfenartigen Fortsätze der Tüpfelwandung (selten mehr oder weniger) gleichen den Wurzeln eines Backenzahnes und ragen in das Lumen der Tracheide (Fig. 14).

Bei Juniperus virginiana und noch mehr bei communis (Fig. 15) und drupacea werden die Fortsätze schlanker und krümmen sich mehrfach, bei J. drupacea sich sogar wurzelförmig verzweigend (Fig. 16). Nie fand ich bei Juniperus sabina Verzweigung der Balken, wie sie Lazarski[6]) angiebt; netzartige Verdickung zwischen den Hoftüpfeln, wie sie nach Berthold[7]) bei den Thuja-Arten vorkommt, sah ich nur bei Thuja occidentalis bei Anwendung starker Vergrösserung, ebenso bei Biota orientalis. Stets, und nicht zuweilen (Lazarski[6]) sind die behöften Tüpfel, resp. deren Wandungen die Ansatzstellen für die Zapfen[1]); Juniperus communis und drupacea machen nur scheinbar eine Ausnahme, indem die Zapfen sich an die Tracheidenwandung anlegen und in dieser auslaufen, wie besonders häufig bei Juniperus drupacea zu sehen ist.

Interessant ist das Verhalten, welches die breitblätterigen Cupressineen in Bezug auf den Verlauf der Säume zeigen.

De Bary[4]) und weiter Zimmermann[1]) reden von einer Verbreiterung der Säume in den flachen Blättern, derart, dass sich das betreffende Gewebe der beiden gegenüberliegenden Blätter an der Basis vereinigt, um sich an der Spitze wieder zu trennen und allmählich an Mächtigkeit abzunehmen.

---

[1]) Auch die zackigen Fortsätze der „Hofporenzellen" sind nach Schulz besonders an den Porenhöfen entwickelt.

Zur Bildung einer möglichst klaren Vorstellung über den Verlauf und die Beschaffenheit der Säume wurden die von Schnittserien, sowie die an durch kochende Kalilauge aufgehellten Zweiglein von Thuja Menziesii gewonnenen Bilder zu einem Schema combinirt (Fig. 9), wie es sich im Wesentlichen für die Cupressineen mit schuppenförmigen Blättern aufstellen lässt. Von dem median verlaufenden Bündelsystem gehen in einem Winkel von nahezu 45° in die beiden Randblätter je ein Seitenbündel (*a*) ab, parallel der inneren Blattkante verlaufend, von der Abzweigungsstelle an mit Tracheidensäumen an den Flanken des Gefässtheiles versehen. Diese Säume sind nach innen gebogen (I—IV) und verdrängen an der Blattspitze das Bündel an Masse. Ungefähr im zweiten Drittel der Blattlänge, kurz unter der Ansatzstelle des flachen Mittelblattes (*b*) biegt von jedem Bündelsaume eine Tracheidenmasse ab, schmal beginnend, um dann kurz nach dem Gefässtheile des Mittelblattbündels herüberzubiegen. An letzterem verlaufen die Tracheiden nur eine kurze Strecke abwärts als Saum, bedecken aber sein Ende als breite, massig entwickelte, kurzzugespitzte Haube.

Die Säume der Rand- und Mittelblattbündel stehen also durch Tracheidenanastomosen in Verbindung. Letztere bilden einen Gürtel, der nur auf dem Blattquerschnitte durch den Gefässtheil der Bündel unterbrochen wird (Fig. 9, II), in der That aber geschlossen ist. Innerhalb dieses Gürtels steigen die Säume der nächst höher liegenden Randblätter mit dem zugehörigen Bündel herab, etwa bis dahin, wo auch die Bündel der Mittelblätter die centrale Bündelmasse erreichen.

Unter den bisher untersuchten Coniferen stehen die Cupressineen mit flachen Blättern somit einzig da in Bezug auf die Tracheidenanostomosen.

5. Taxineen.

In dieser Familie kommt die Netzfaserverdickung besonders zur Entwickelung, während Hoftüpfel an den Saumtracheiden fast ganz zurücktreten.

Einer näheren Betrachtung ist zunächst Gingko biloba zu unterziehen.

Bertrand[5]) beschreibt eine um die Gefässbündel des Blattstieles gehende gemeinsame Scheide von Netzfaserzellen, ferner giebt er eine solche für die einzelnen Bündel der Spreite an.

Ihrem Aussehen nach könnte man die Bestandtheile dieser Scheide für Saumtracheiden halten, wir haben es jedoch mit mo-

dificirten Parenchymzellen zu thun. Die Schutzscheide selbst ist nur auf den biegsamen Stiel beschränkt, zwischen die beiden Bündel desselben einbiegend; besonders auf der Phloemseite des Bündels (Blattunterseite) ist sie stark verdickt und gegen conc. Schwefelsäure resistent. In die stark verdickte Membran sind zahlreiche kleine, einfache, runde oder kurze enge Spaltentüpfel eingestreut (Fig. 1). Auf dem Querschnitte erscheinen die Scheidenzellen allerdings schwach netzfaserig verdickt (Fig. 6), doch zeigen die Saumtracheiden ein ganz anderes Aussehen, indem ihre Membranverdickung ein sehr grossmaschiges Netz bildet (Fig. 5), ausserdem führen die Scheidenzellen grosse Drusen oxalsauren Kalkes. Diese Gebilde haben also nichts mit den Saumtracheiden zu thun. Letztere treten bereits im Blattkissen auf, sind aber hier noch englumig und langgestreckt. In der Spreite selbst ist die Schutzscheide um die Bündel verschwunden, dagegen treten schon in der Mitte der ersteren die Saumtracheiden in solcher Menge auf, dass sie den Hauptbestandtheil des Bündels ausmachen, beide Theile desselben scheidenartig umschliessend, daher die Verwechselung Bertrands[5]) mit der eigentlichen Scheide. Am Ende wird jedes Bündel von einer stark entwickelten Haube grosslumiger, mehr oder weniger isodiametrischer Tracheiden bedeckt. Die einzelnen Hauben bleiben getrennt.

Ganz ähnlich wie das Gingko-Blatt verhalten sich die Cladodien von Phyllocladus trichomanoides und rhomboidalis.

Schon vor der Gabelung setzen sich an das primäre Bündel einzelne schmale, längere Tracheiden, die schliesslich die secundären Zweige als massig ausgebildete Haube bedecken. Lassen die Saumtracheiden an der Basis des Cladodiums zwischen den Netzfasern noch Hoftüpfel erkennen, so rücken die Verdickungsbänder nach der Spitze hin so eng zusammen, dass die Tracheiden hier rein netzfaserig verdickt erscheinen.

Die stärkste Ausbildung der Tracheidensäume zeigen wohl die Podocarpus-Arten. Da bei einigen ein besonderes Querparenchym auftritt, welches zu Verwechselung Anlass gegeben hat, so erscheint es nothwendig, auf diesen Umstand Rücksicht zu nehmen.

Was zunächst die Saumtracheiden selbst anbelangt, so sind dieselben nach der Blattbasis zu weniger dicht netzfaserig verdickt als an der Spitze, so dass die unverdickten Stellen mehr oder weniger rund bis hoftüpfelartig erscheinen; dabei gehen die starken Ueberwallungen nur wenig über den grossen Hof,

Bei Podocarpus Makii, Korajana und ferruginea sind die Saumtracheiden kleiner und enger netzfaserig verdickt als bei dem ausserdem untersuchten P. spinulosus.

Auf keinen Fall sind die Tracheidensäume mit dem Querparenchym unter einem Namen zu vereinen, wie es H. v. Mohl[2]) that, sondern, wie Zimmermann[1]) verlangt, streng davon zu trennen.

Das Querparenchym kommt nur in den breitblätterigen Podocarpus-Arten zur Ausbildung. Es geht aus ungestrecktem, chlorophyllhaltigem Grundgewebe hervor, indem dieses sich senkrecht zum Blattnerven streckt und grosse Intercellularräume bildet. Von aussen nach innen verschwindet bei einigen Podocarpus-Arten der protoplasmatische Inhalt sammt Chlorophyll bis auf kaum merkbare Reste, so dass die beiden innersten Zellreihen farblos und, da sie ausserdem verdickt sind, bastfaserähnlich erscheinen. Da wo zwei solche Elemente sich berühren, befinden sich grosse, schiefgestellte, einfache, nicht behöfte Tüpfel, wie Zimmermann[1]) angiebt; sie sind mit Flüssigkeit, nicht mit Luft erfüllt und sind daher nicht vom Zuleitungsgewebe zu trennen, wie es Haberlandt[8]) auf Grund der Zimmermann'schen Angaben thut.

Eine grössere Streckung und Differenzirung des Grundgewebes unterbleibt bei den weniger breitblätterigen Podocarpus-Arten, z. B. bei P. Makii; bei P. Korajana ist zwar ein Querparenchym vorhanden, das ganz dem farblosen von P. spinulosus gleicht, doch lässt sich in ihm protoplasmatischer Inhalt mit Zellkern und geringen Mengen Chlorophyll nachweisen, ebenso wie im Querparenchym der Cycadeen.

Die angeführten Thatsachen, sowie besonders der Umstand, dass das Querparenchym ein Gewebe von lockerem Zusammenhange mit grossen Intercellularräumen repräsentirt, weisen darauf hin, dass es nicht mit den Tracheidensäumen dieselbe physiologische Thätigkeit gemeinsam haben kann, zumal da es von letzteren, wie schon Thomas[3]) bemerkt, durch eine Schicht gewöhnlichen Parenchyms getrennt ist.

B. Cycadeen.

Ein Hauptgrund dafür, dass man bisher die Tracheidensäume bei den Cycadeen übersehen hat, liegt wohl darin, dass sie einestheils aus sehr kleinen und wenig zahlreichen Elementen bestehen, wie bei den Zamien, anderntheils, wo sie zwar zahlreich und gross sind, in ihrer Verdickungsform mit den angrenzenden, das Bündel umgebenden Parenchymzellen grosse Aehnlichkeit besitzen.

Auf einem Querschnitte durch die Mitte des Blattes von Cycas revoluta (vgl. den Stielquerschnitt Fig. 158 bei de Bary [4]) sehen wir das ganze Bündel von einem 3—4 Zelllagen dicken Kranze inhaltsarmer, netzfaserig verdickter Zellen („markähnl. Gewebe“ bei Kraus [9]) umgeben (Fig. 7), dessen innerste Schicht auf der dem Bündel angrenzenden Seite besonders stark verdickt ist, jedoch nur auf dem Bogenstück, welches dem Siebtheile entspricht. Nach der Blattspitze zu tritt die Membranverdickung auch hier zurück. Die eben beschriebene Zellschicht entspricht der bei de Bary [4]) in Fig. 158 mit *c* bezeichneten sklerotischen Scheide. Vom Gefässtheile her geht beiderseits ein Flügel oder Saum von Tracheiden in den beschriebenen Parenchymkranz, parallel der Blattoberfläche. Die Saumtracheiden lassen mehrfach contourirte Hoftüpfel mit grossem Porus erkennen (Fig. 8).

Nach Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure treten die Säume deutlicher aus dem aufquellenden, sich wenig bräunenden Parenchym hervor, indem sie gleiches Verhalten gegen das Reagens zeigen wie der Gefässtheil, mit dem sie zusammenhängen. Nach der Blattspitze zu nimmt allmählich die Verdickung der Parenchymzellen ab, die Säume werden deutlicher, zuletzt bedecken sie das zurücktretende Bündel vollständig.

Leicht und ohne Weiteres sind die Säume wegen geringer Verdickung der angrenzenden Parenchymzellen bei Cycas circinalis wahrzunehmen. Auf dem Querschnitte erhalten wir ein Bild, welches dem von Podocarpus spinulosus ähnlich ist, indem auch hier schmale Hoftüpfel auftreten.

Dioon edule, Zamia glauca, spinulosa, integrifolia und Denisoni zeigen nur wenige Saumtracheiden von geringer Grösse, mit Netzfaserverdickung.

Von Stangeria giebt Kraus [9]) an, dass die letzten Endigungen der Bündel im Blattrande kurze, stumpfe Spiralfaserzellen seien.

In Bezug auf die Anordnung der Säume, die kurzen eigenthümlich verdickten Elemente derselben und deren Inhalt sowie sonstiges Verhalten stimmen die Cycadeen vollständig mit den Coniferen überein.

C. Gnetaceen.

Wie die Cycadeen, so entbehren auch die Gnetaceen die Tracheidensäume nicht, wie schon de Bary[4]) erkannt hat, welcher jedoch nur Welwitschia in die Betrachtung des genannten Gewebes hereinzieht (vgl. S. 398 und Fig. 145).

Gehen wir daher etwas näher auf diese Ordnung ein.

Am einfachsten in Bezug auf die Anordnung der Säume verhält sich Ephedra altissima. Zwei getrenntläufige Bündel durchsetzen das rudimentäre Blatt. Während Gefäss- und Siebtheil kaum angedeutet sind, treten an den Flanken des ersteren mehrere grosslumige Netzfasertracheiden auf. Werden nach der Blattbasis hin letztere länger und schmäler, um endlich zu verschwinden, resp. in den Gefässtheil überzugehen, so treten nach der Spitze hin nur noch grosse, ziemlich isodiametrische Tracheiden auf, als Haube beide Bündelenden gemeinsam bedeckend. Wir haben also hier in Bezug auf Bündelverlauf und Verhalten der Säume eine auffallende Aehnlichkeit mit den Coniferen kennen gelernt.

Die äusserlich den eben beschriebenen Blättern von Ephedra ähnlichen Brakteen von Gnetum Gnemon verhalten sich mit Rücksicht auf die Beschaffenheit der Saumtracheiden wesentlich gleich. Es sind jedoch 5—6 Bündel vorhanden, deren Säume anastomosiren, nach der Spitze hin aber ebenfalls zu einer gemeinsamen Haube verschmelzen. Ab und zu treten zwischen den Netzfaserverdickungen Hoftüpfel auf.

Von hohem Interesse als Uebergangsform ist für uns das Laubblatt von Gnetum Gnemon, welches bekanntlich ganz dicotyle Nervatur besitzt. Besonders deutlich lässt sich dieselbe erkennen, wenn man das Blatt mit Kalilauge aufhellt und darauf die gelockerte Epidermis abnimmt. Ein Hauptnerv verläuft vom kurzen Stiele nach der Spitze, abwechselnd zu beiden Seiten Bündel in die Lamina abgebend, bis endlich an der Spitze nur noch ein medianes Bündel allein übrig ist. Die einzelnen Bündel anastomosiren vielfach untereinander. Schon an ihrer Abzweigungsstelle

werden sie von kurzen Tracheiden begleitet, ihre letzten Verzweigungen und Ausläufer werden nur von solchen gebildet, immer ist die Endtracheide als blindes Ende im Parenchym keulig angeschwollen, man erhält ähnliche Bilder wie Fig. 172 und 173 bei de Bary[4]). Die Verdickungsform ist dieselbe als an den Brakteen-Saumtracheiden. —

Auch bei den Gnetaceen stossen die Saumtracheiden lückenlos aneinander und werden bis zu den freien Endigungen dicht vom Grundgewebe umhüllt; mikrochemisches Verhalten, Inhalt und Verdickungsart stimmen im Wesentlichen bei den drei Gymnospermen-Ordnungen überein, nur Gnetum Gnemon verhält sich abweichend, indem hier zum ersten Male freie Tracheidenreihen auftreten als blinde Enden, ein Verhalten, wie es bei den Dicotyledonen sehr häufig ist.

Dies ist jedoch nicht der einzige Fall, durch welchen die Gymnospermen und besonders die Coniferen in Bezug auf Bündelverlauf mit den übrigen Gefässpflanzen verbunden sind.

Vergleicht man z. B. das Blatt von einem Adiantum mit dem von Gingko, oder einem Cladodium von Phyllocladus, so fällt die grosse Aehnlichkeit im Bündelverlauf und der Anordnung der Tracheidensäume auf.

Marsilia, welche äusserlich ähnliche Nervatur wie Adiantum zeigt (de Bary[4]) S. 313), lässt sich jedoch nicht mit Gingko vergleichen, da in grossen Abständen Queranastomosen auftreten, ausserdem verschmelzen hier sämmtliche Bündelenden zu einem randläufigen Saume kurzer Tracheiden.

Wie sich von den Gnetaceen Ephedra altissima nach ihrem Bündelverlaufe und der Anordnung der Säume ungezwungen den Coniferen mit einfachem, spitzenläufigem Bündel, oder noch besser den mit mehreren getrenntläufigen, an den Enden von gemeinsamer Tracheidenhaube bedeckten Bündeln vergleichen lässt, so von den Dicotyledonen, z. B. Casuarina equisetifolium (Fig. 2).

Habituell Ephedra ähnlich zeigt das Rudimentärblatt der genannten Pflanze auf dem Querschnitte nur ein medianes Bündel. Auf den Flanken des Gefässtheiles ist je eine Gruppe grosslumiger Tracheiden angebracht (*s*), die in ihrer Verdickungsform sehr an die von Araucaria erinnern. Kurz nach der Auflösung der den Stengel umgebenden Scheide in die einzelnen Blattzähne treten in letzteren nur die erwähnten Tracheiden an Stelle des Bündels auf.

Nach dieser vergleichenden Betrachtung sind wir

nicht mehr berechtigt, die Tracheidensäume oder das sog. „Transfusionsgewebe" als ein den Coniferen eigenthümliches zu betrachten, denn die feineren Verzweigungen, durch deren Mangel sich die Coniferen bisher von den übrigen Gefässpflanzen unterschieden, fehlen auch den untersuchten Cycadeen sowie Ephedra altissima und Casuarina, kommen aber auch, wie wir gesehen, bei den breitblätterigen Cupressineen vor sowie bei Gnetum Gnemon, hier ausserdem freie Endigungen.

Alle diese Uebergänge und Analogieen weisen darauf hin, dass Tracheidensäume, -Hauben, -Reihen und -Anastomosen als physiologisch gleichwerthige Elemente zu betrachten sind.

III. Entwickelungsgeschichtliches.

Die Tracheidensäume entstehen im Coniferenblatte, nachdem dieses fast seine definitive Grösse erreicht hat. Sie nehmen ihren Ursprung aus besonders grosszelligen, protoplasmareichen Meristemgruppen an den Bündelflanken, die beide durch einen schmalen, kleinzelligeren, zwischen Bast- und Holztheile gelegenen Meristemstreifen verbunden sind.

Bei den Pineen und bei Abies excelsa, wo im ausgebildeten Blatte rings um die Bündel Saumtracheiden liegen, scheinen zwar leztere aus allen innerhalb der Scheide liegenden farblosen Parenchymzellen hervorgehen zu können. Pinus Pinaster z. B. zeigte Mitte Mai im neuen Blatte an Stelle der später fast den ganzen farblosen Theil einnehmenden Tracheiden nur stärkereiches Parenchym. Einjährige Pflänzchen von Abies excelsa jedoch, bei denen an den Flanken des Gefässtheiles nur 1—2 Tracheiden auftreten, lassen ebenfalls den Ursprung der letzteren aus solchen Meristemgruppen erkennen.

Da die Entwickelung der Saumtracheiden erst nach der Streckung des Blattes beginnt, so bleiben dieselben kurz, die am frühesten gebildeten, also die unmittelbar an den Gefässtheil stossenden, werden jedoch noch etwas von der Streckung des letzteren beeinflusst; die Ausbildung der Säume geht in basipetaler Reihenfolge vor sich.

Wo auch immer im ausgebildeten Zustande die Säume den Sieb- oder den Gefässtheil, oder beide

zugleich umschliessen, nehmen sie ihren Ursprung vom Gefässtheile her, indem sie vollständig in diesen übergehen, wie schon Frank[10]) für Taxus nachwies.

Was nun die Entstehung der Hoftüpfel- und Netzfaserverdickung der Saumtracheiden anbelangt, so ist zunächst darauf hinzuweisen, dass sie eine sehr kurze Zeit beansprucht und bei der geringen Grösse der fraglichen Objekte nur schwer zu beobachten ist. Als Beispiel der Grössenunterschiede der Hoftüpfel im Holze des Stammes und der an den Saumtracheiden auftretenden sei hier nur Pinus silvelstris erwähnt, deren beiderlei Tüpfelradien sich wie 5 : 2 verhielten.

Nach Aufhellung der Tracheidenmutterzellen mit Kali-Ammoniaklösung konnte ich an Querschnitten durch Nadeln von Pinus silvestris, P. Pinaster und Juniperus communis (Fig. 17) Entwickelungsstadien beobachten, die ganz denen in Sachs' Lehrb. d. Bot.[11]) Fig. 23 am Pinus-Holze glichen, aber vergebens suchte ich an diesem Material oder an Cunninghamia sinensis u. a. nach solchen Stadien, wie sie Zimmermanns Fig. 10, 11 u. 12 darstellen, wonach durch Auseinanderweichen der Membranen eine hofähnliche Spalte entstehen soll. Ausserdem ist es genanntem Autor wahrscheinlich, dass auch die Mittellamelle sich spaltet. Dieser Ansicht gemäss sind auch in Fig. 4, 7, 11 und 12 die Zugänge zu den Spalten geschlossen.

Nie fand ich einen beiderseitigen Verschluss, sondern, wenn die Tüpfel senkrecht zur Schliessmembran, die bereits in einem früheren Abschnitte nachgewiesen wurde, getroffen war, waren beide Zugänge offen, bei schiefer Lage des Tüpfels erschien ein Zugang durch die Schliessmembran geschlossen (Fig. 18). Es kann daher keinem Zweifel unterliegen, dass die Tüpfel der Pineen vor allem echte Hoftüpfel sind, die sich von denen des Holzes nur durch ihre geringere Grösse unterscheiden, hat doch schon Hartig[12]) diesen Umstand erkannt, welcher die gehöften Poren „Trichterporen" nennt.

Der weitere Grund Zimmermanns[1]), die Cupressineen seien wegen der zapfenartigen Fortsätze an den Wülsten nicht mit normalgehöften Poren versehen, ist hinfällig, da diese Fortsätze weder mit dem Hofe, noch mit dem Tüpfelraume etwas zu thun haben und secundäre Erzeugnisse sind.

Immer treten bei den Cupressineen erst einfache Hoftüpfel wie bei den Pineen auf (Fig. 18), später wachsen die Tüpfel-

wandungen zu Fortsätzen aus, und wie wir schon oben sahen, sind die wurzelförmig verzweigten Fortsätze bei Juniperus drupacea und die einfachen fortsatzlosen Hoftüpfel bei Thuja occidentalis durch alle möglichen Uebergänge verbunden (Fig. 10—16).

Lässt man auf die beschriebenen Fortsätze conc. Schwefelsäure einwirken, so schmelzen sie gleichsam schichtenweise ab, bis endlich ein einfacher Hoftüpfel übrig bleibt.

Wie die Zapfen, so entstehen auch die Netzfaserverdickungen erst secundär da, wo sie neben Hoftüpfeln auftreten. Das Erkennen der letzteren wird an den ausgebildeten Tracheiden durch die erwähnten secundären Verdickungsformen erschwert. Während man z. B. am jungen Blatte von Taxodium sempervirens meist Hoftüpfel bemerkt, glaubt man am ausgebildeten eher Netzfaserverdickung zu sehen. Dasselbe Verhalten zeigen Larix, Sciadopitys, Dammara, ferner die Taxineen. Schon an dem noch nicht völlig entwickelten Blatte dieser Pflanzen lassen sich die verschiedenen Uebergänge beider Verdickungsarten verfolgen, indem an der Basis noch die primären Formen zu beobachten sind, wenn bereits an der Spitze die Tracheiden ausgebildet sind.

Die anscheinend sich widersprechenden Angaben der verschiedenen Autoren in Bezug auf die Verdickungsform der Saumtracheiden finden in dem eben Mitgetheilten ihre Erklärung.

IV. Ueber die Factoren, welche die Verdickungsform der Saumtracheiden sowie die Entfaltung der Säume bedingen.

In den ersten Capiteln dieser Abhandlung haben wir die grosse Mannichfaltigkeit der Verdickungsformen der Saumtracheiden kennen gelernt, es fragt sich nun, von welchen Ursachen diese Verschiedenheit abhängt.

Dass die Verdickung der Tracheidenmembranen ein Schutzmittel gegen den Druck angrenzender turgescirender Zellen sei, wird allgemein anerkannt. Die Verschiedenheit der Verdickungsform muss nothwendiger Weise in der Verschiedenheit des Schutzbedürfnisses der Tracheiden begründet sein.

Unterwerfen wir daher von diesem Gesichtspunkte aus die

früher behandelten Pflanzenabtheilungen einer vergleichenden Betrachtung.

Die Abietineen, und besonders die Pinusarten, besitzen um das Bündel herum eine Schutzscheide. Diese ist schon vor den Saumtracheiden vorhanden, sie widersteht der Einwirkung concentrirter Schwefelsäure und erweist sich auf den Radial- und äusseren Tangentialwänden verholzt bis auf zahlreiche einfache Tüpfel (Fig. 3).

In diesem Falle übernimmt die Scheide den Druck des umgebenden Parenchyms, die innerhalb derselben gelegenen Saumtracheiden sind schwach verholzt und besitzen verhältnissmässig grosse, regelmässige Hoftüpfel.

Bei Larix americana und europaea ist die Scheide weniger scharf ausgeprägt als bei den Pineen; wie wir gesehen, bildeten diese Pflanzen eine Ausnahme in Bezug auf die den Abietineen eigenthümliche Verdickungsform, indem neben Hoftüpfeln noch schwache Netzfaserverdickung auftritt.

Die Taxodieen besitzen nur eine einfache Scheide unverdickter, in der Richtung des Bündels gestreckter Parenchymzellen. An den Tracheiden treten neben kleinen Hoftüpfeln Netzfasern auf, oder es sind zahlreiche, kleine, starkverdickte Hoftüpfel allein vorhanden, wie bei Sequoia.

Noch mehr verliert sich die Scheide bei den Araucarieen und Cupressineen. Die Saumtracheiden zeichnen sich durch besonders starke Verdickungen aus, ihre Tüpfel sind klein und zahlreich, besonders bei den Araucarieen, die Cupressineen weisen ausserdem an den stark verdickten Tüpfelwällen besondere Fortsätze auf, einige feine Netzfasern.

Die Taxineen zeigen bei kaum angedeuteter Scheide vorwiegend Netzfaserverdickung der Saumtracheiden. Die Scheide ist nur noch auf dem Längsschnitte wahrzunehmen und setzt sich aus gewöhnlichem lückenlos zusammentretenden Chlorophyllgewebe zusammen.

Auch bei den von mir untersuchten Gnetaceen, Angiospermen und Farnen waren die Bündelenden von lückenlos verbundenem Grundgewebe umgeben.

Cycas revoluta endlich, deren Säume von starkverdicktem Grundgewebe umschlossen werden, zeigt vorwaltend stark verdickte, grosse Hoftüpfel, die bei Cycas circinalis (mit unverdicktem Grundgewebe) spaltenförmig werden.

Ueberall da, wo die Saumtracheiden durch ver-

dickte Scheiden vom Chlorophyllgewebe getrennt sind, finden sich einfache Hoftüpfel, da wo sie unmittelbar an solches grenzen, Netzfaserverdikkungen.

Was die Massenentwickelung der Säume und Hauben selbst anbelangt, so richtet sich dieselbe nach der Transpirationsintensität einer Pflanze, wie sie bedingt wird durch örtliche Verhältnisse, denen sich die letztere angepasst hat.

Einige Beispiele aus der Ordnung der Coniferen mögen das Gesagte illustriren.

Verhältnissmässig schwach entwickelt sind die Säume bei den einen mässig feuchten, beschatteten Boden liebenden Fichten und besonders den Tannen, die einen tiefen Schatten ertragen. Die Kiefern jedoch, welche meist einen sonnigen Standort bewohnen und weniger dicht beisammen stehen, besitzen stark entwickelte Säume.

Dieselben Unterschiede treten schon innerhalb eines Genus auf, wenn man die verschiedenartigen Standorten angepassten Species desselben vergleichend in's Auge fasst.

So treten die Säume am schwächsten auf bei Abies Pichta, welche das aufgeschwemmte Uferland der sibirischen Ströme bewohnt, (Grisebach[13]), am stärksten bei der südlichen Tannenform, Abies cephalonica.

Grösser noch sind die Unterschiede innerhalb des Genus Pinus.

Unter allen untersuchten Kiefern bot die grösste Entfaltung der Säume Pinus Pinea dar, die ihre Krone nach Grisebachs[13]) Angaben möglichst ausbreitet und nur an den Zweigenden belaubt ist, also der Sonne und des heiteren Himmels bedürftig zu sein scheint. Pinus Strobus hingegen, welche selbst Moorboden bewohnt (Hartig[12]) und am üppigsten in Sümpfen gedeihen soll (Henkel und Hochstetter[14]), ist nur schwach mit Säumen ausgestattet.

Von den Taxodieen besitzen die dem feuchtwarmen Klima Japans entstammende Cryptomeria japonica und besonders Taxodium distichum, die Sumpfcypresse, schwach entwickelte Säume, Taxodium sempervirens und Sequoia gigantea dagegen sind gut damit versehen.

Da, wo selbst die einzelne Species grosse Schwankungen in der Blattbildung zeigt, und, wie es bei den Cupressineen beson-

ders auffallend hervortritt, besondere Sonnen- und Schattenblätter ausbildet (Stahl[15]), erreichen stets in letzteren die Säume ihre geringste Entfaltung, ja es bleibt sogar die Verdickungsform der Hoftüpfel auf einer niederen Stufe stehen.

Schluss.

Aus den vorangegangenen Capiteln haben wir ersehen, dass die Coniferen vor allem mit den Cycadeen, ausserdem aber auch mit den Gnetaceen und den übrigen Gefässpflanzen in Bezug auf die Bündelenden auf das engste verbunden sind; Tracheidensäume, -Hauben, -Anastomosen und freie Bündelenden stellen sich als analoge, physiologisch gleichwerthige Gebilde dar, die innig mit dem Gefässtheile des Bündels zusammenhängen, und daher als Endstation der Wasserleitung betrachtet werden müssen, zumal, da wir, wie bereits früher mitgetheilt, Wasser als Inhalt festgestellt haben.

Wie im Besonderen die Bündelsäume und deren Analoga an der Wasserleitung betheiligt sind, soll erst in einer späteren Arbeit erörtert werden, in welcher ich das Aufsteigen des Wassers in der Pflanze im Allgemeinen zu behandeln gedenke, nach der Vorstellung, die ich mir darüber im Laufe der dieser Abhandlung zu Grunde liegenden Untersuchungen gebildet habe.

Es erübrigt noch, zum Schlusse einige Worte bezüglich der Beibehaltung der Bezeichnung „Tracheid“ zu sagen.

Wie wir bereits früher sahen, ist die Mohl'sche Benennung „Transfusionszelle“ zweideutig und deshalb unbrauchbar.

„Normalgehöfte Poren“, wie sie Zimmermann[1]) für die Tracheiden verlangt, haben wir nachgewiesen, und, wenn auch der Name „Tracheid“ ursprünglich eine andere Bedeutung gehabt hat, und für die damit benannten Elemente die neuerdings von Potonié[16]) vorgeschlagene Benennung „Hydroid“ ganz bezeichnend ist, so empfiehlt es sich doch, die jetzt allgemein gebräuchliche Bezeichnung „Tracheid“ gemäss der von de Bary[4]) gegebenen Definition beizubehalten.

Wegen der mannigfachen, in ihrer eigenthümlichen Verdickungsform von mechanischen Bedingungen abhängigen Gestaltung der Saumtracheiden, sowie wegen der offenbaren Abhängigkeit der Massenentwickelung der letzteren von der jeweiligen Transpirationsintensität nahmen besonders die Coniferen unser Interesse in Anspruch.

Ein speciell praktisches Interesse muss genannte Pflanzenabtheilung dem Paläontologen gewähren, insofern eine genauere Kenntniss der Verdickungsform der Saumtracheiden ein treffliches Hilfsmittel zur Orientirung an paläontologischem Material sein wird. Von dem Grade der Ausbildung der Säume jedoch Schlüsse auf die in vorgeschichtlichen Zeiten gewesenen äusseren Verhältnisse, wie Klima und Bodenbeschaffenheit zu machen, ist nicht eher gestattet, bis ausgedehntere, vergleichende Untersuchungen an Pflanzen vorliegen, die ihren heimathlichen Verhältnissen entnommen wurden. Natürlich müssen bei der angedeuteten Schlussfolgerung auch die übrigen Gewebe des Blattes, besonders das Haut- und Assimilationssystem berücksichtigt werden, unter Beobachtung der von Stahl[15]) hierfür gegebenen Gesichtspunkte.

Literaturangabe.

1. A. Zimmermann, „Ueber das Transfusionsgewebe." Flora 1880. Nr. 1.

2. H. v. Mohl, Bot. Zeitung 1871. Nr. 1 und 2.

3. Thomas, „Zur vergl. Anat. d. Conif. Bl." Prgshs. Jb. Bd. IV. H. 1.

4. De Bary, Vergl. Anat. d. Vegetationsorg. etc. 1877.

5. Bertrand, „Anatomie des Gnétacées et Conifères." An. d. sc. nat. Bot. T. XX.

6. J. Lazarski, „Beiträge zur vergl. An. der Bl. einiger Cupressineen." Ztschrft. des allgem. östr. Apoth.-Ver. 1880 Nr. 6 u. ff.

7. Berthold, Beiträge zur vergl. Anat. d. Coniferenbl. Diss. Breslau 1875.

8. G. Haberlandt, Vergl. An. des assim. Gewebesyst. d. Pfl. Prgshs. Jb. Bd. XIII. H. 1.

9. Kraus, „Ueber den Bau der Cycadeenfiedern." Prgshs. Jb. IV.

10. A. B. Frank, Bot. Z. 1864 p. 167 und 169.

11. Sachs, Lehrb. d. Bot. 4. Aufl.

12. Hartig, Bot. Z. 1864 p. 167 und „Forstl. Culturpfl. Deutschlands.„

13. Grisebach, „Die Vegetation d. Erde."

14. Henkel u. Hochstetter, Nadelhölzer.

15. Stahl, „Ueber den Einfl. des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung d. Laubbl." Jena 1883.

16. H. Potonié, „Ueber die Zusammensetzung d. Leitbündel bei den Gefässkryptogamen." Jb. d. kgl. bot. Gartens u. bot. Museums z. Berlin. II. 1883.

Erklärung der Figuren.

Fig. 1. Scheidenzelle von Gingko biloba, mit einfachen Tüpfeln bedeckt.

Fig. 2. Querschn. durch das Rudimentärblatt von Casuarina equisetifolium, *t*- Saumtracheiden, *g*- Gefässtheil.

Fig. 3. Scheidenzelle von Pinus Pinaster mit grossen einfachen Tüpfeln auf Tangential- und Radialwand.

Fig. 4. Saumtracheide aus dem Querschn. von Larix europaea mit Netzfaserverdickung.

Fig. 5. Saumtr. aus dem Querschn. v. Gingko biloba.

Fig. 6. Scheidenzelle aus dem Querschn. v. Gingko biloba.

Fig. 7. Verdickte Parenchymzelle von Cycas revoluta.

Fig. 8. Saumtracheide von Cycas revoluta mit mehrfach contourirten Hoftüpfeln.

Fig. 9. Schema für den Verlauf der Tracheidensäume, combinirt nach Bildern von Thuja Menziesii. Die centrale Bündelmasse ist für das Schema des Längsverlaufes der Säume weggelassen, die Blattumrisse sind durch punktirte Linien angedeutet, die Blattbündel durch schwache, die Säume durch dicke Linien. *a*- Randblatt, *b*- Mittelblatt.

I. Ideeller Querschnitt an der Spitze der Randblätter.

II. „ „ kurz unter der Abgangsstelle der Randblätter. Die Säume *b* der beiden Mittelblätter stossen fast zusammen.

III. Ideeller Querschnitt in derselben Richtung wie I, gerade an der Stelle, wo sich die Randblätter abgelöst haben. Am Rande der Beginn der Anastomosen *b*, an der centralen Bündelmasse die 4 Ausläufer *c* der Säume der kurzen Mittelblattbündel.

IV. Ideeller Querschnitt am Grunde der Randblätter.

Fig. 10—16 sind mit der Camera lucida gezeichnet.

Fig. 10. Einfaches Hoftüpfel von Chamaecyparis pisifera in Flächen- und Seitenansicht. Der Tüpfelraum wird wie in den folgenden Fig. in der Mitte von der Schliessmembran durchsetzt, die nur in F. 18 rechts den Porus verschliesst.

Fig. 11—16 allmählicher Uebergang von einfachen zu wurzelförmigen Fortsätzen am Tüpfelwall.

Fig. 11—13 in Flächen- und Seitenansicht.

Fig. 14—16 nur in Seitenansicht.

Fig. 11. Tüpfel von Libocedrus decurrens.

Fig. 12. „ „ Cupressus funebris.

Fig. 13. „ „ „ sempervirens.

Fig. 14. „ „ Biota orientalis.

Fig. 15. „ „ Juniperus communis.

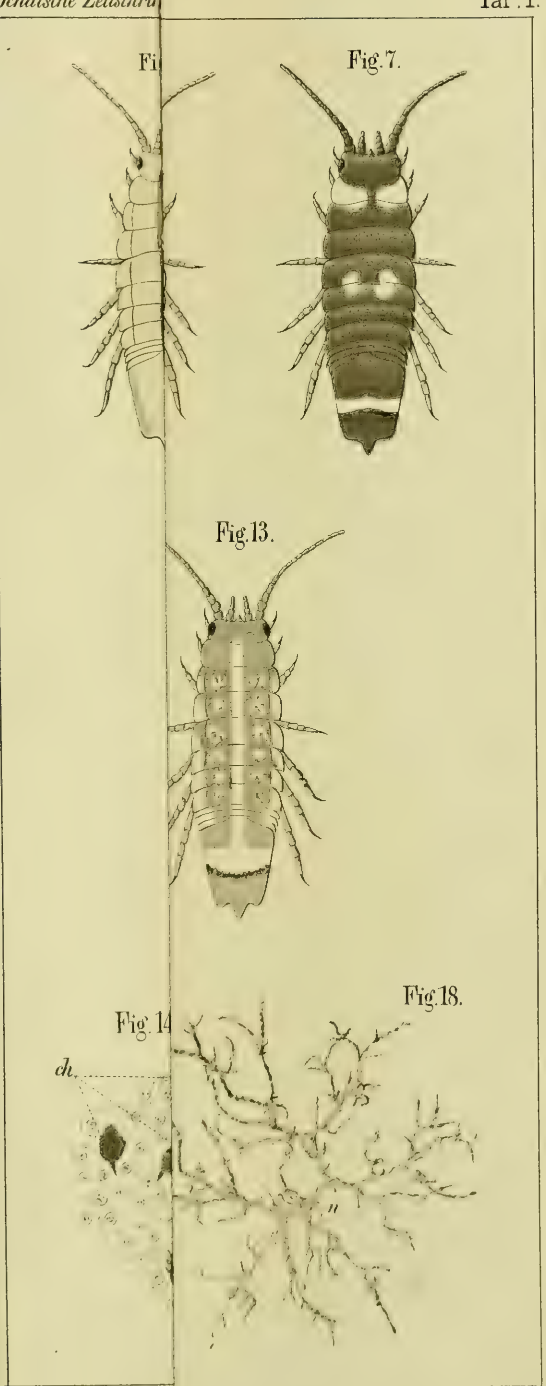
Fig. 16. „ „ „ drupacea.

Fig. 17. Junger Tüpfel von Juniperus communis.

Fig. 18. Seitlich durchschnittener Tüpfel von Pinus Pinea mit anliegender Schliessmembran.

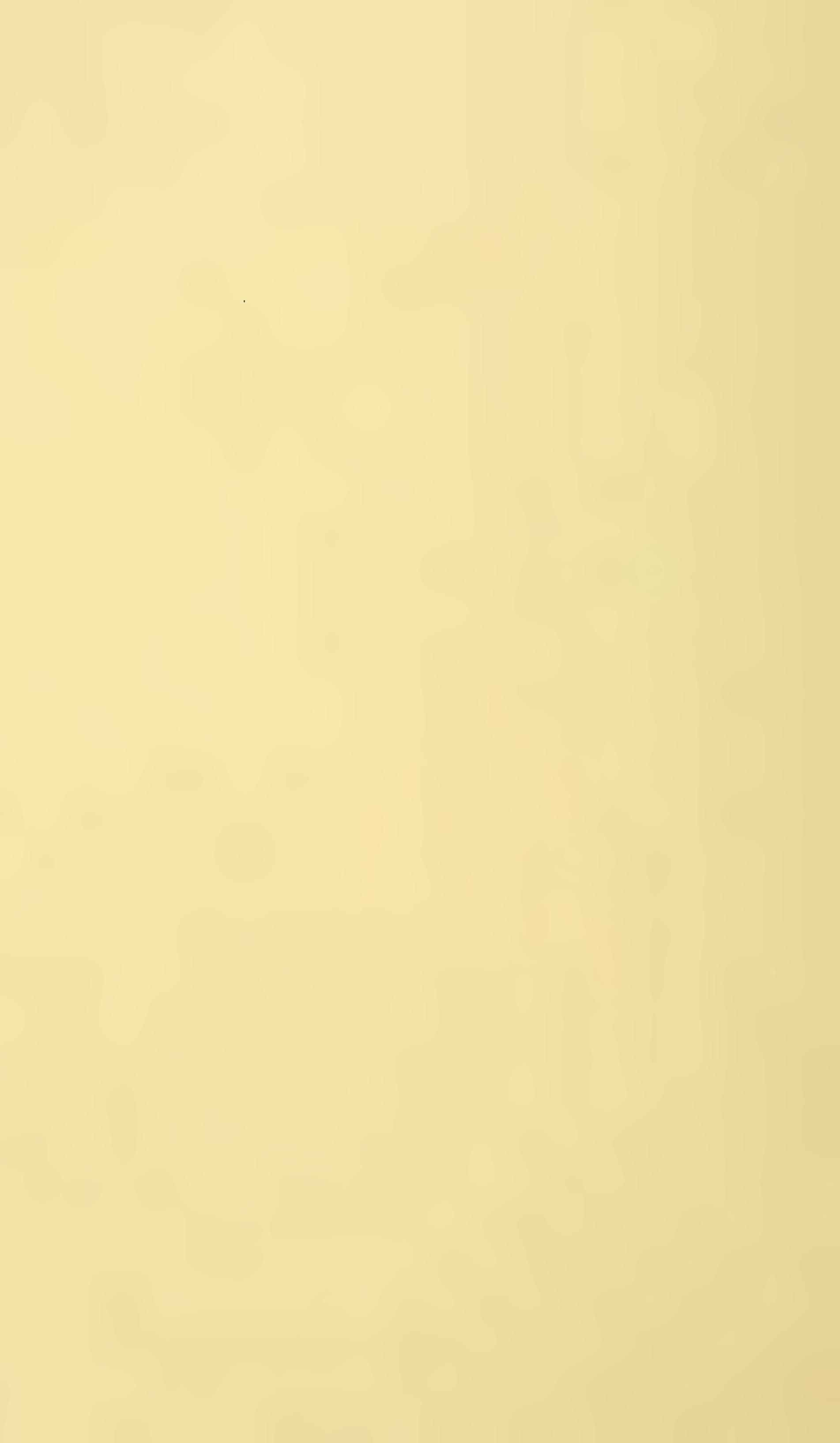
Fig. 19. Tüpfel von Pinus Pumilio mit medianausgespannter Schliessmembran.

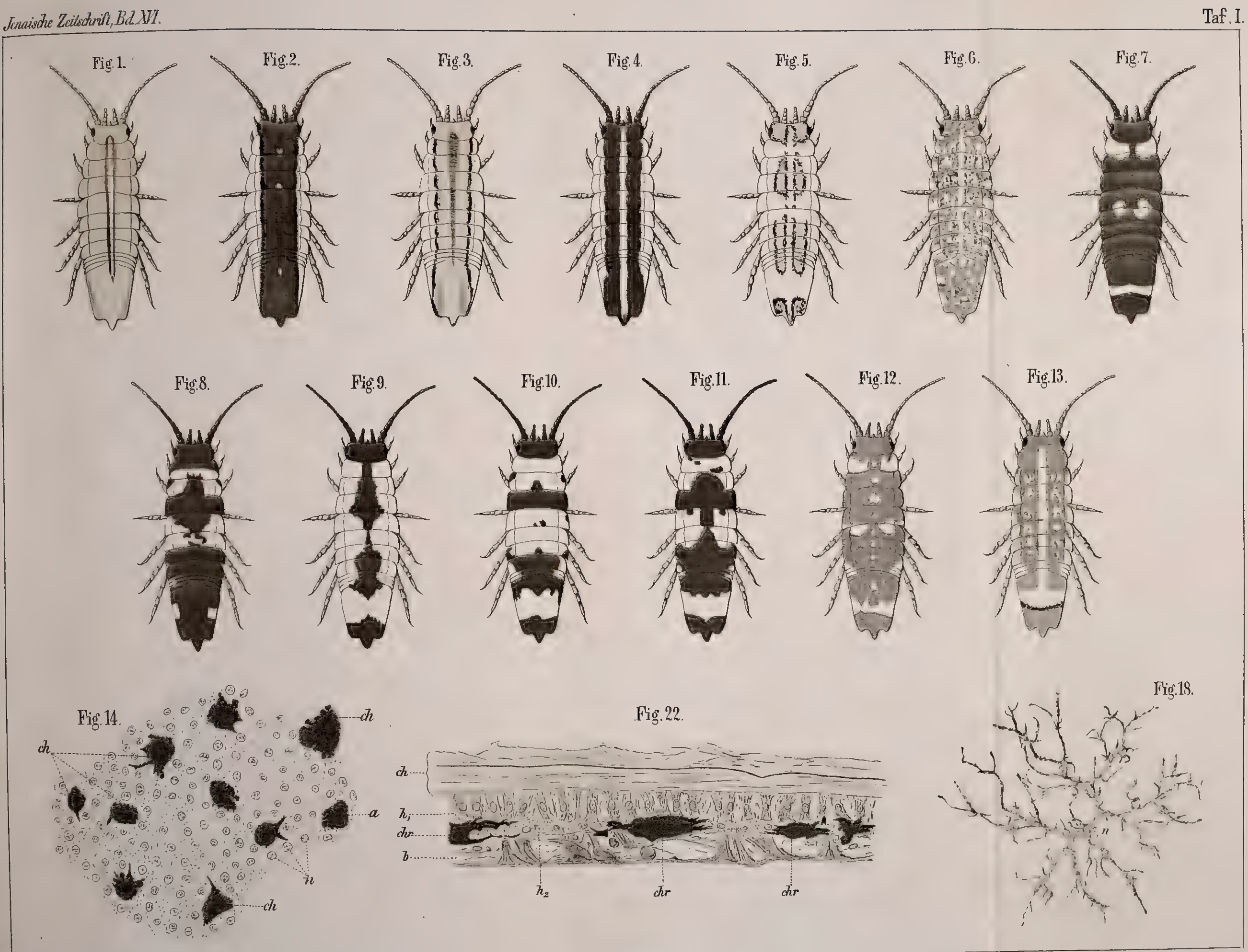
Frommannsche Buchdruckerei (H. Pohle) in Jena.



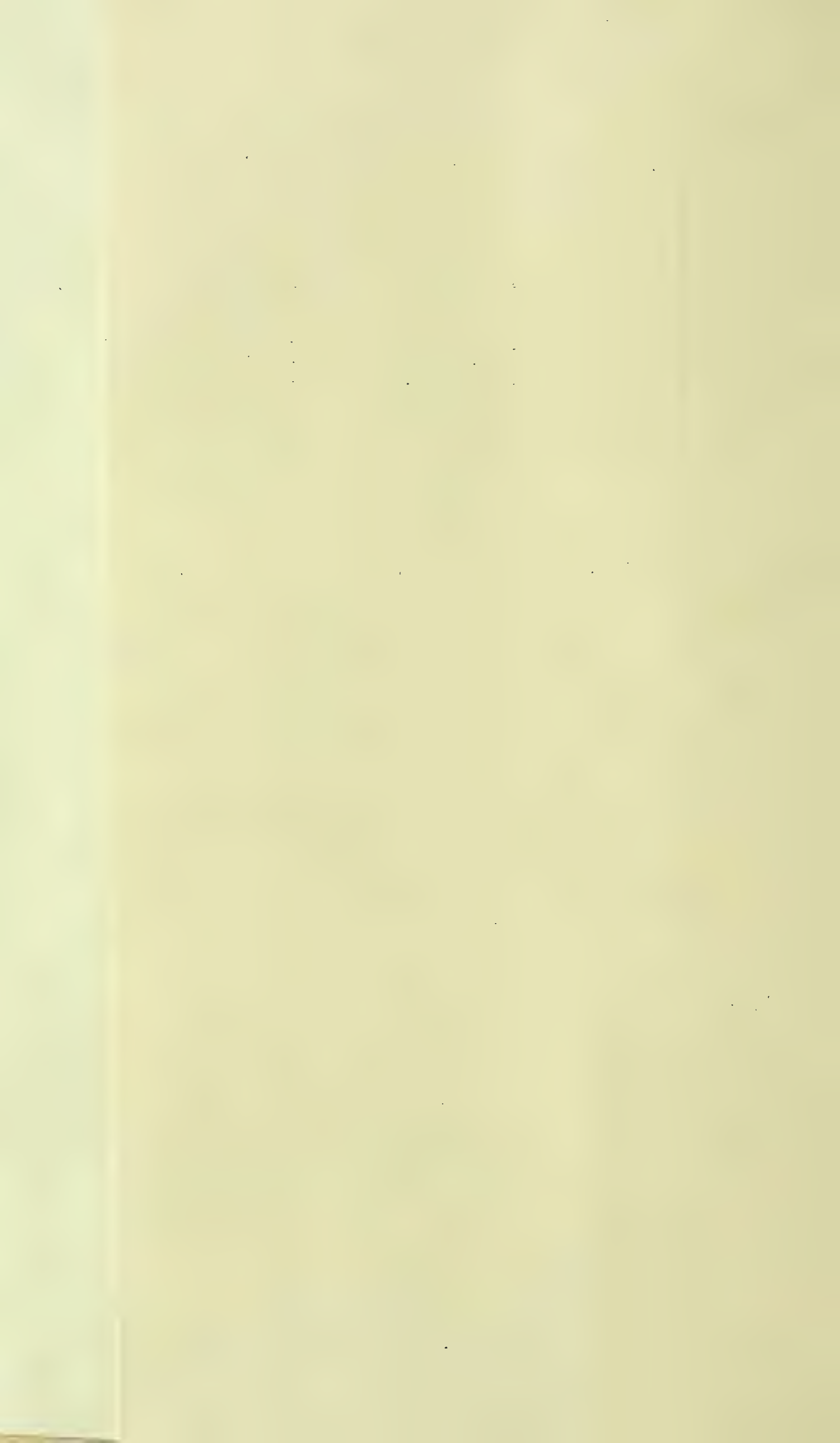
C. Matzdorff del.

Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena.



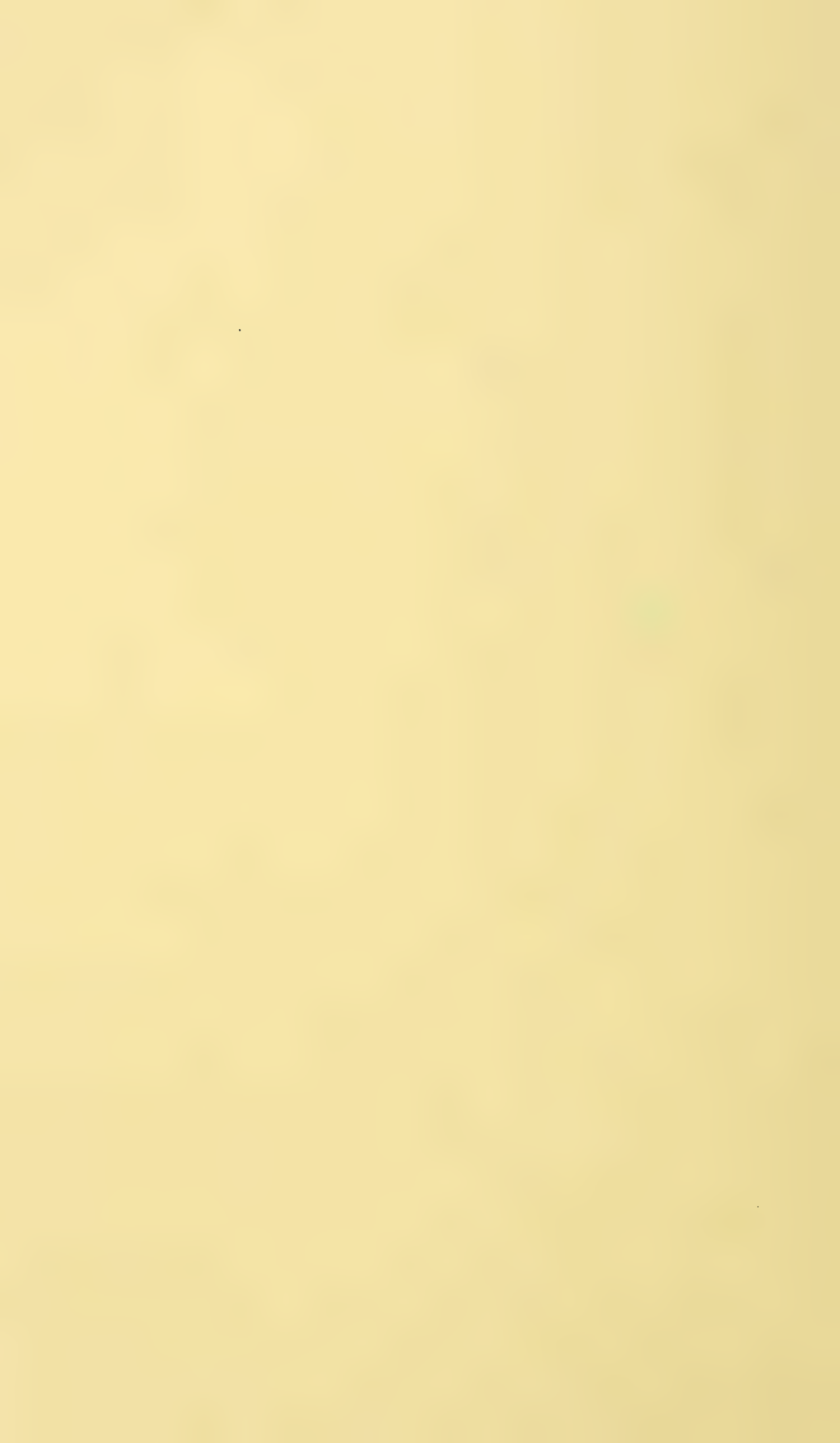


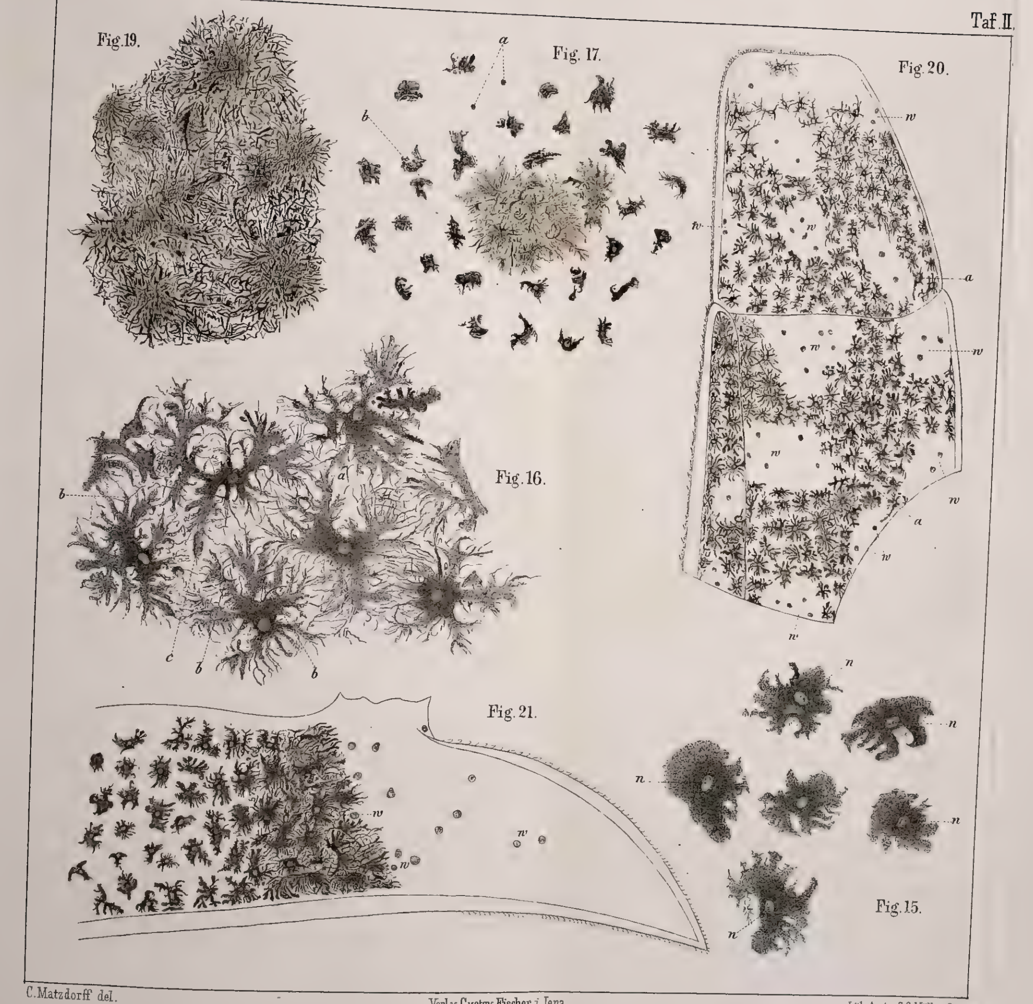
C. Matzdorff del. Verl. v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena.



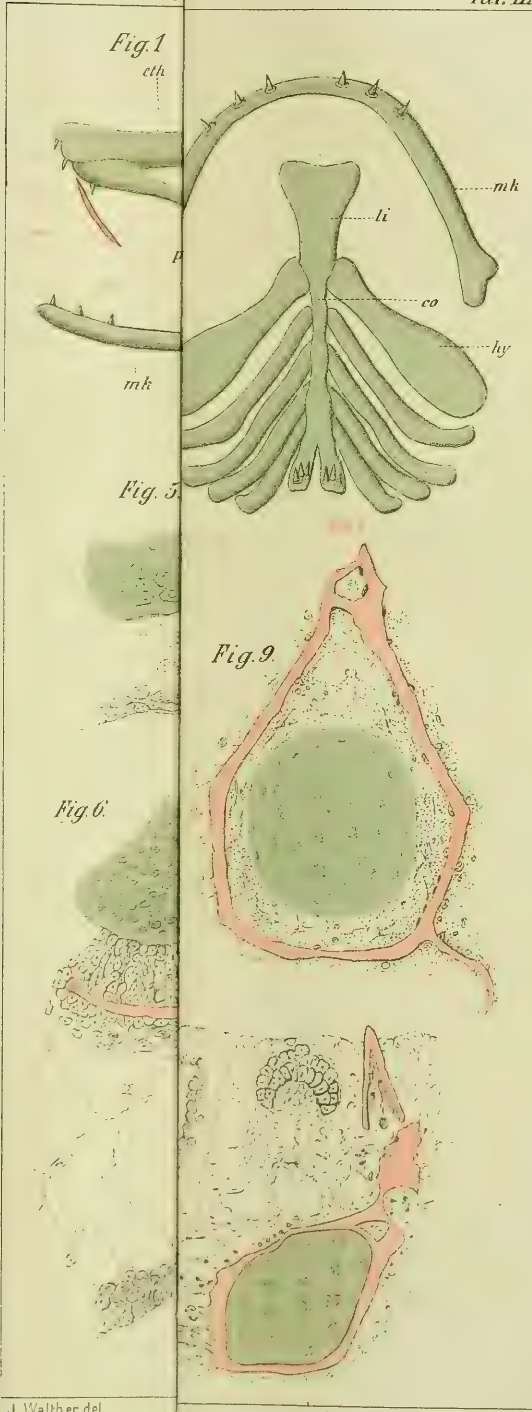
Fig

b



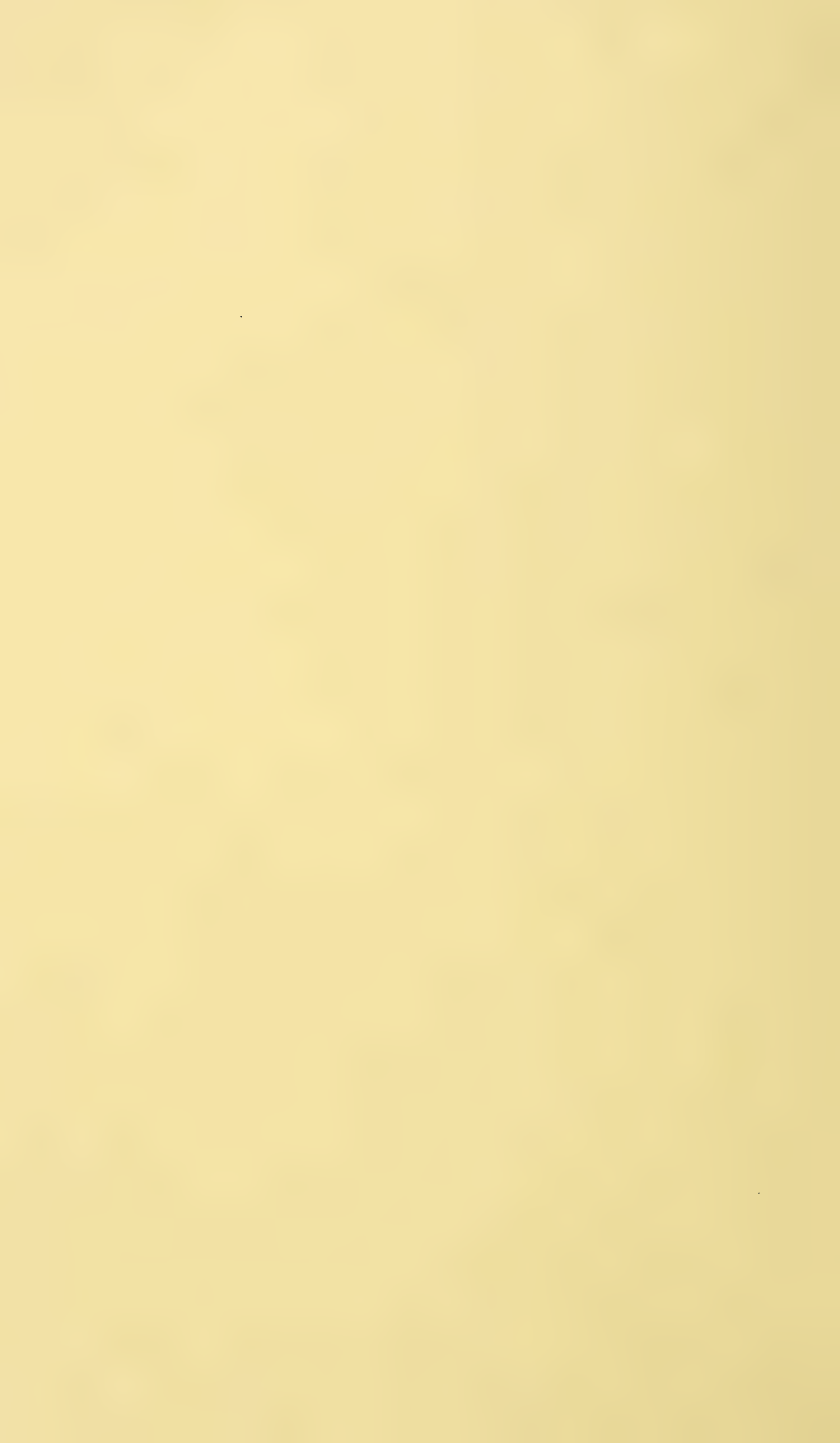


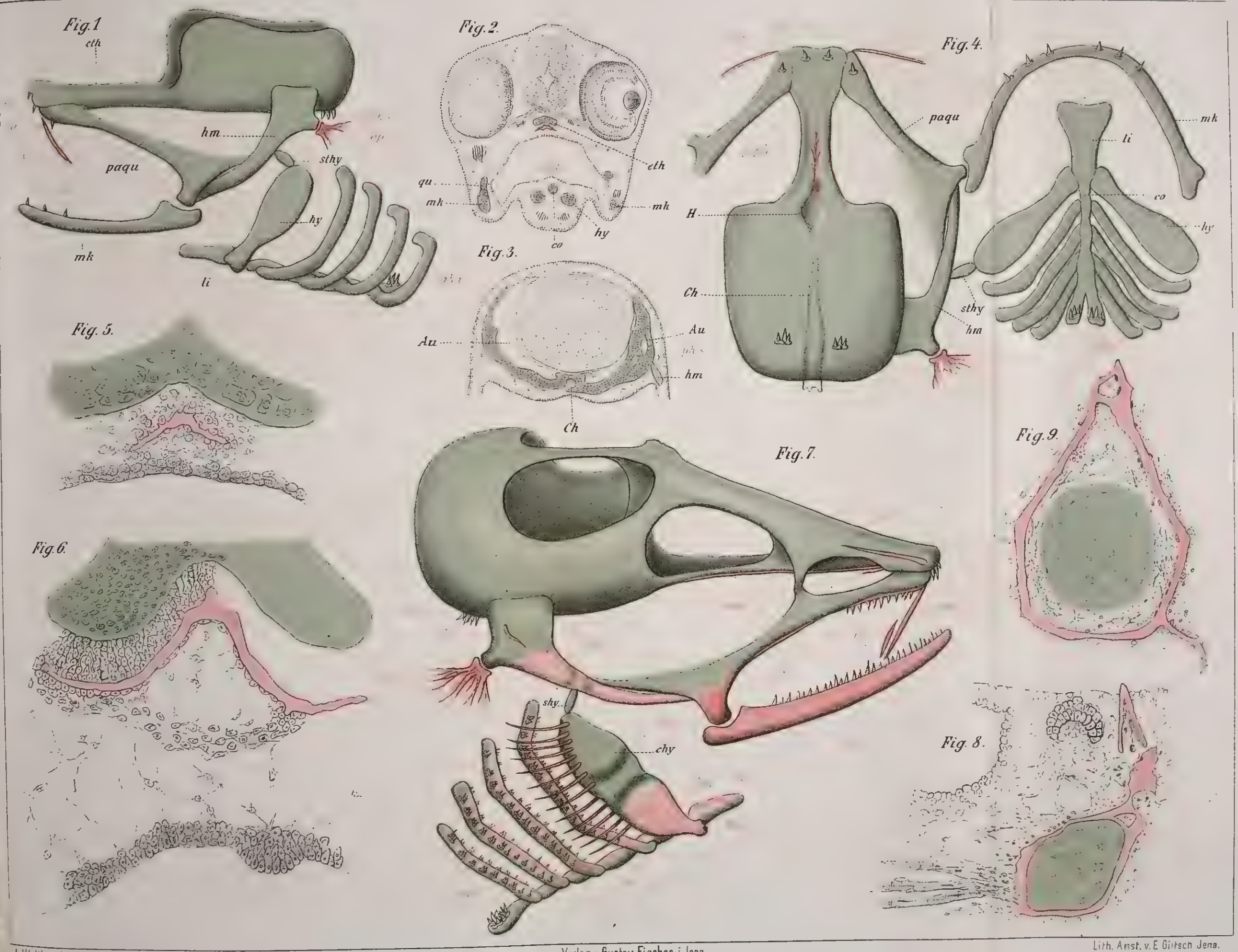
C. Matzdorff del.
Verl. v. Gustav Fischer i. Jena.
Lith. Anst. v. C. C. Müller, Jena.



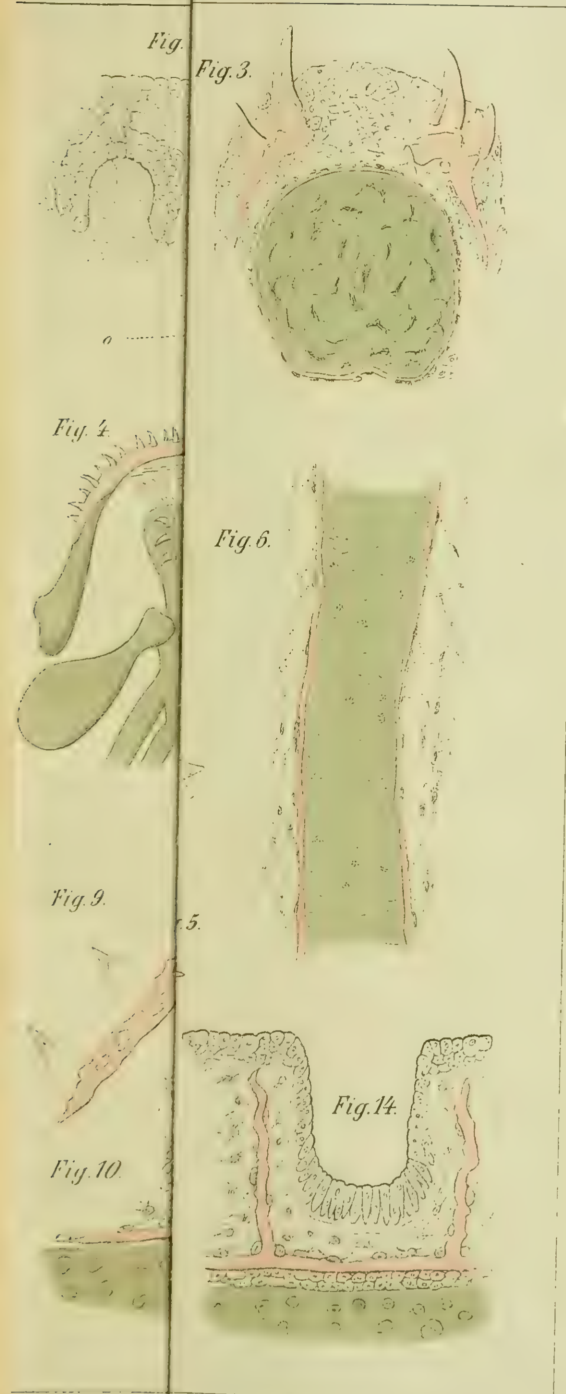
J. Walther del.

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.

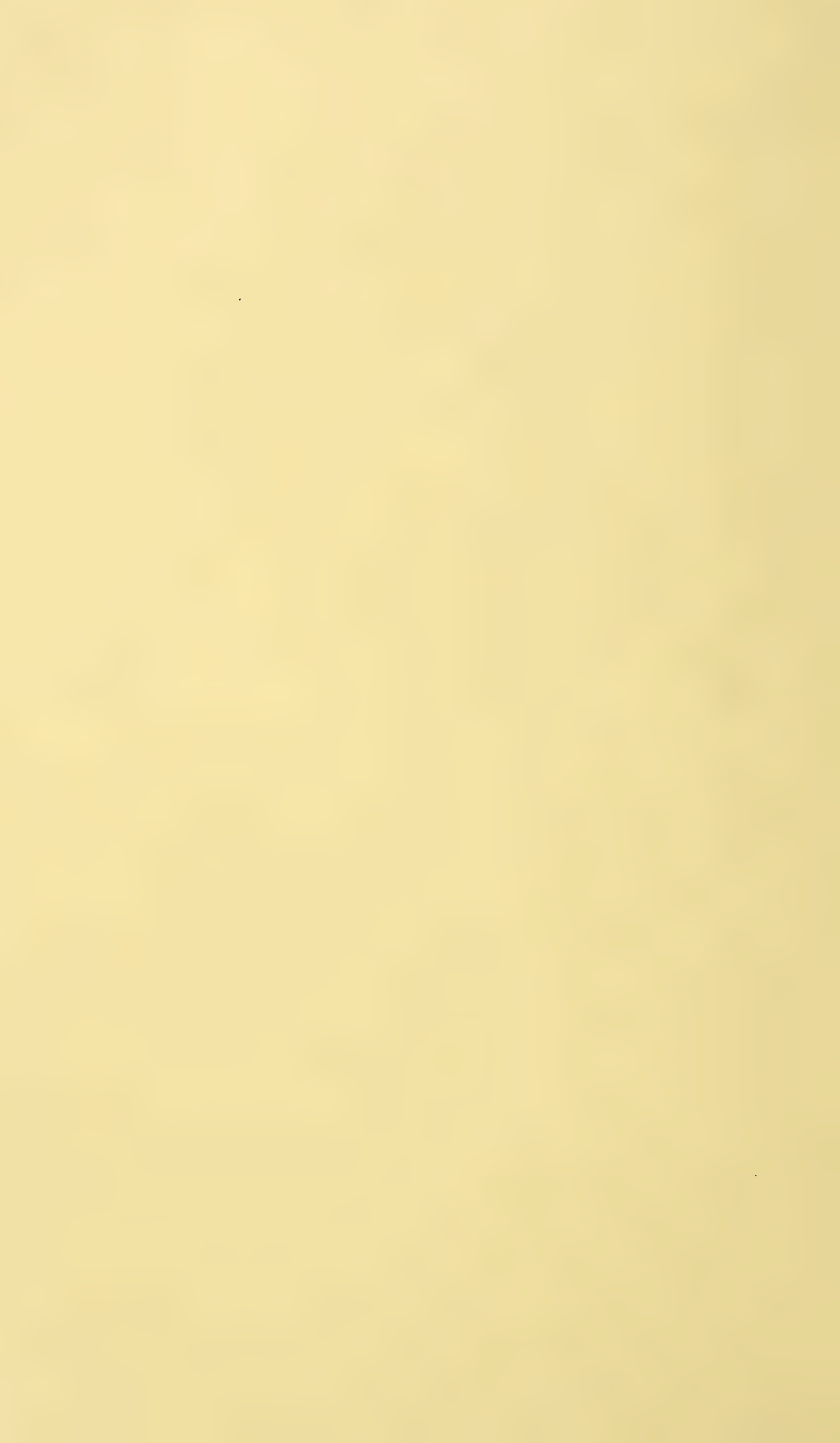



Fig. 1
eth
hm
paqu
sthy
hy
mk
li
Fig. 2.
eth
qu
mk
mk
hy
co
Fig. 3.
Au
Au
hm
Ch
Fig. 4.
paqu
mk
li
H
co
hy
Ch
sthy
hm
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
shy
chy
Fig. 9.
Fig. 8.





Lith. Anst v. E. Giltsch, Jena.





J. Walther del.
Verlag v. Gustav Fischer, i Jena
Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena



Taf. V.

Fig

Fig. 1.

J.F. van Bemmele




Fig. 3.
s.d.l.
sp.
pr.d.l.
Fig. 1.
e.e.
s.s.
g.f.
i.m.l.
m.s.
m.s.
c.k.
sp.
sp.m.z.
Fig. 2.
i.m.l.
c.e.
n.f.
s.s
g.f
co.c
m.s.
sp
sp.m.z
pr.d.l.
sp.m.z.
c.k.
k.e.
b.z.
sp.m.z.
pr.d.l
sp.m.z.
sp.m.z
pr.d.l.



Fig. 1.

r.e.

r.e.

f.z.

r.e.

Fig. 5.

e'

i.m.l.

i.m.l.

e.c.

s.s.

b.z.

co.e.

co.e.k.

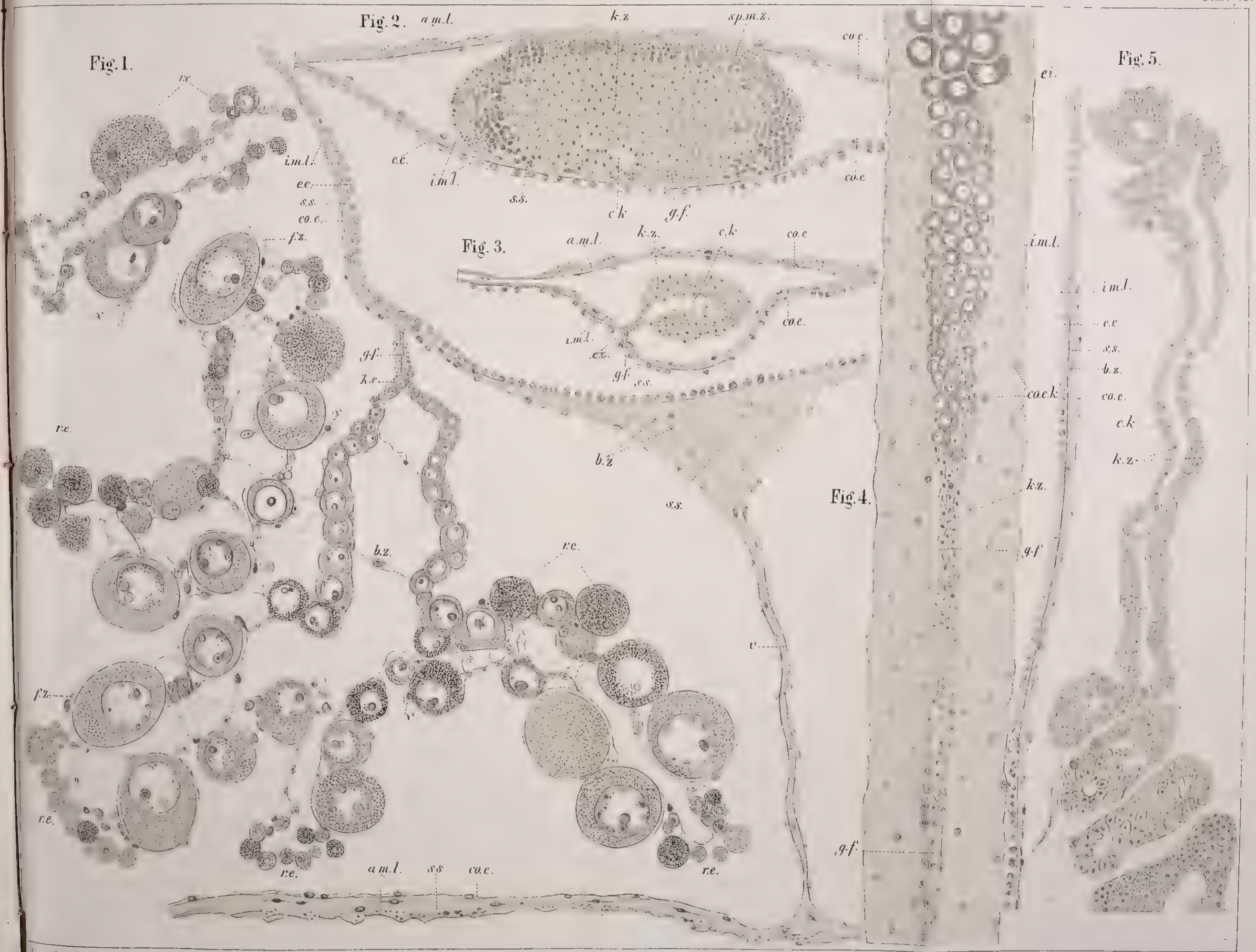
c.k.

k.z.

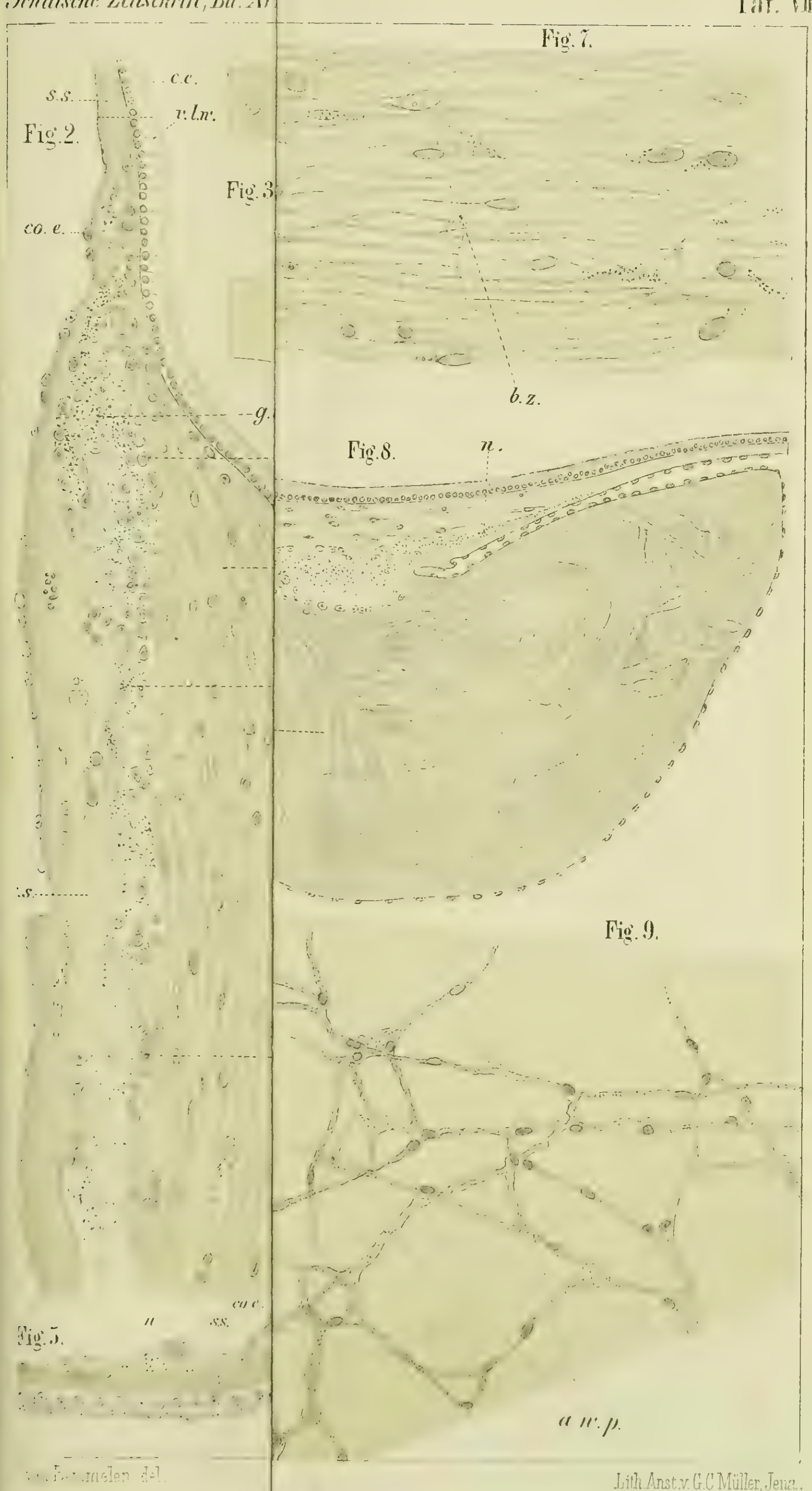
k.z.

g.f.




Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
a.m.l.
k.z.
sp.m.z.
co.e.
ei.
i.m.l.
e.e.
s.s.
f.z.
c.k.
g.f.
b.z.
r.e.
v.
co.e.k.




Fig. 2.
s.s.
c.c.
v.l.w.
co. e.
Fig. 3
g.
s.
Fig. 5.
n
ss.
co e.
Fig. 7.
b.z.
Fig. 8.
n.
Fig. 9.
a w. p.

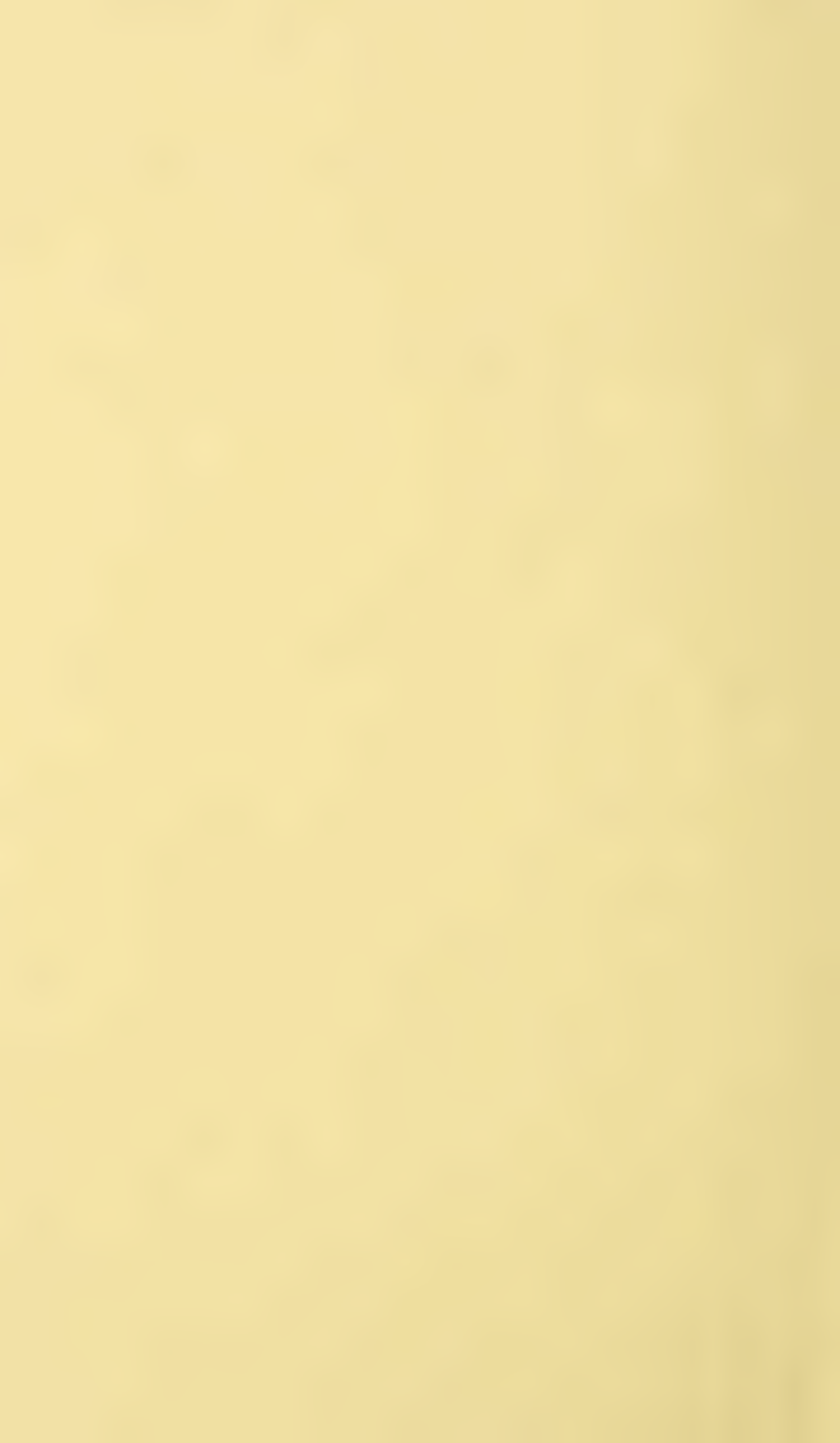
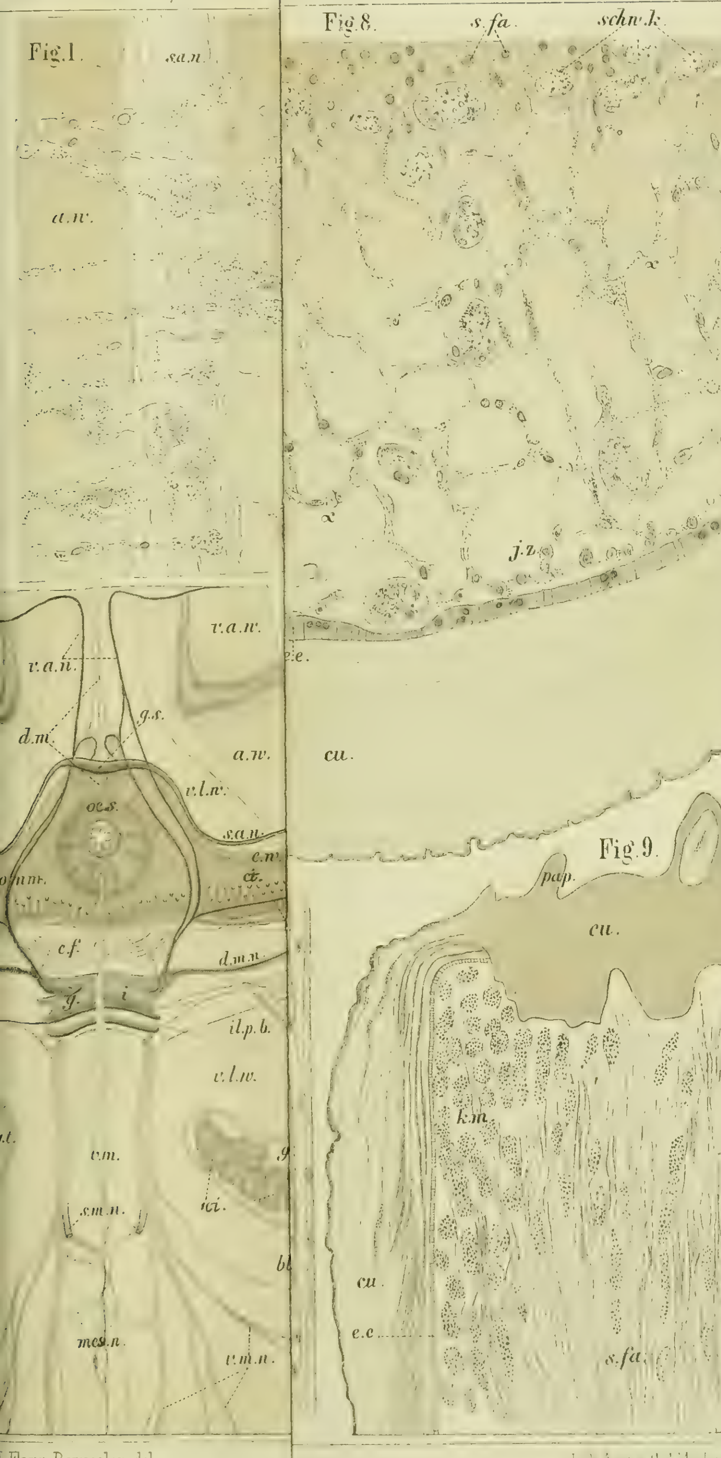


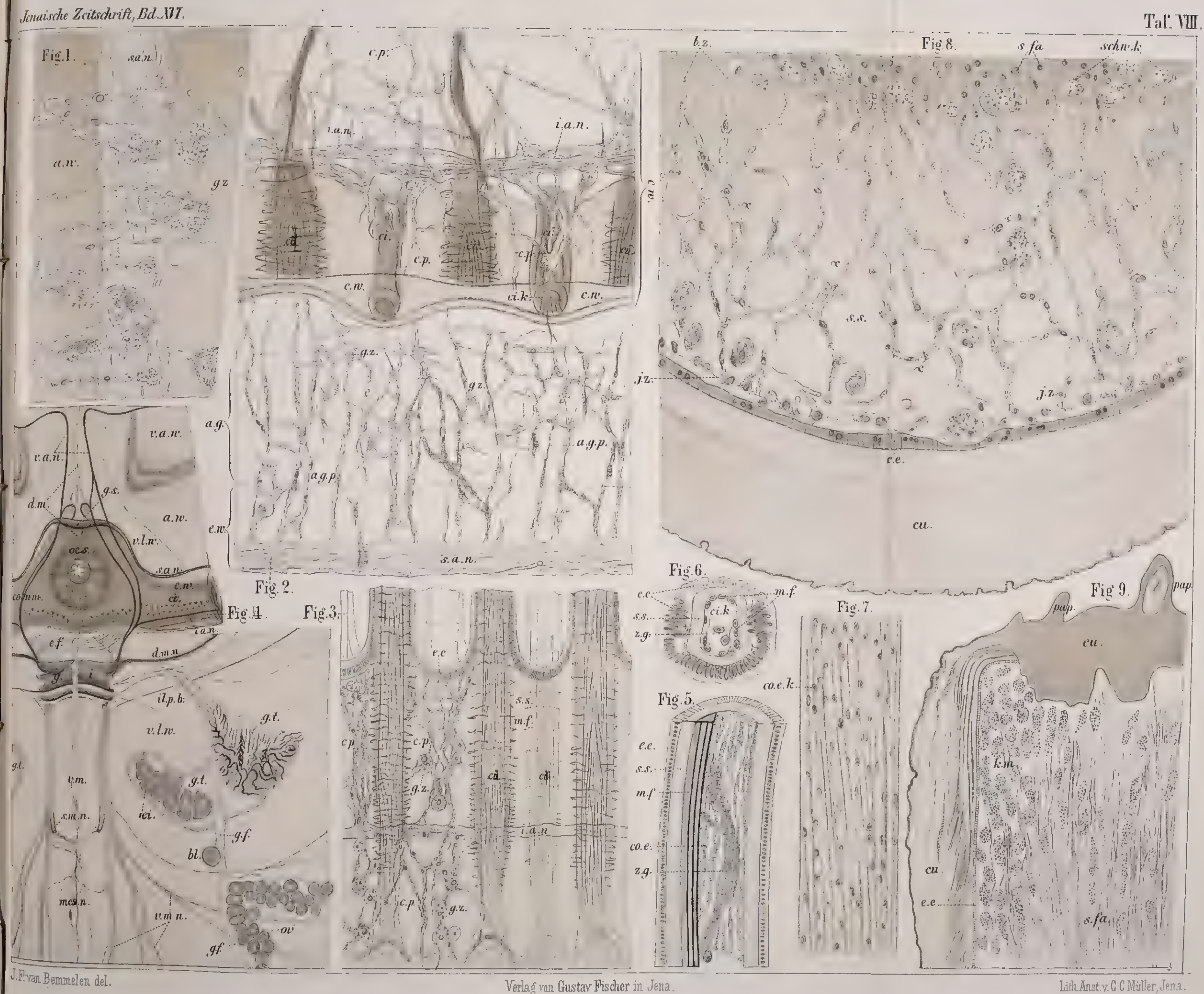
Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9.

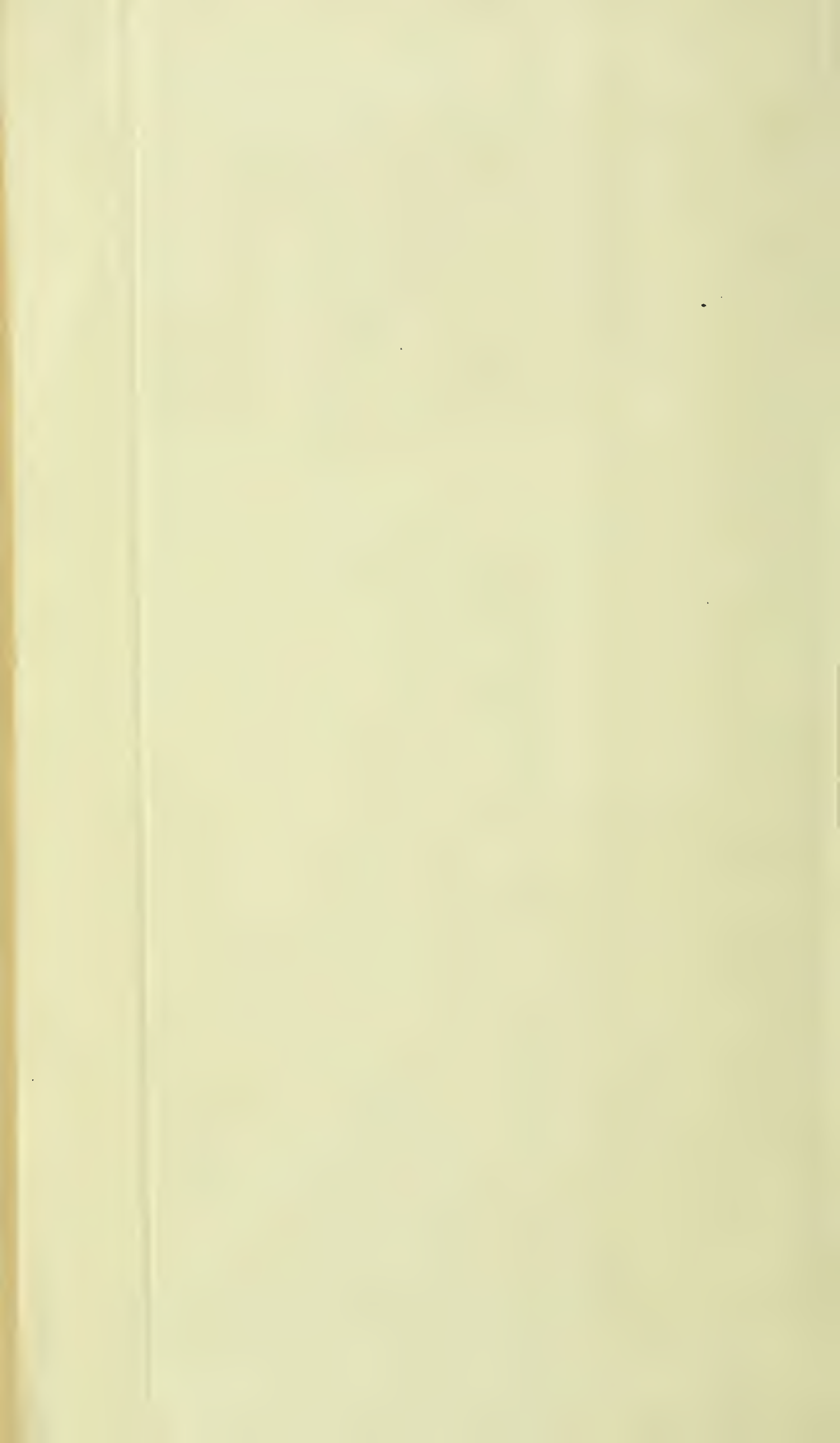


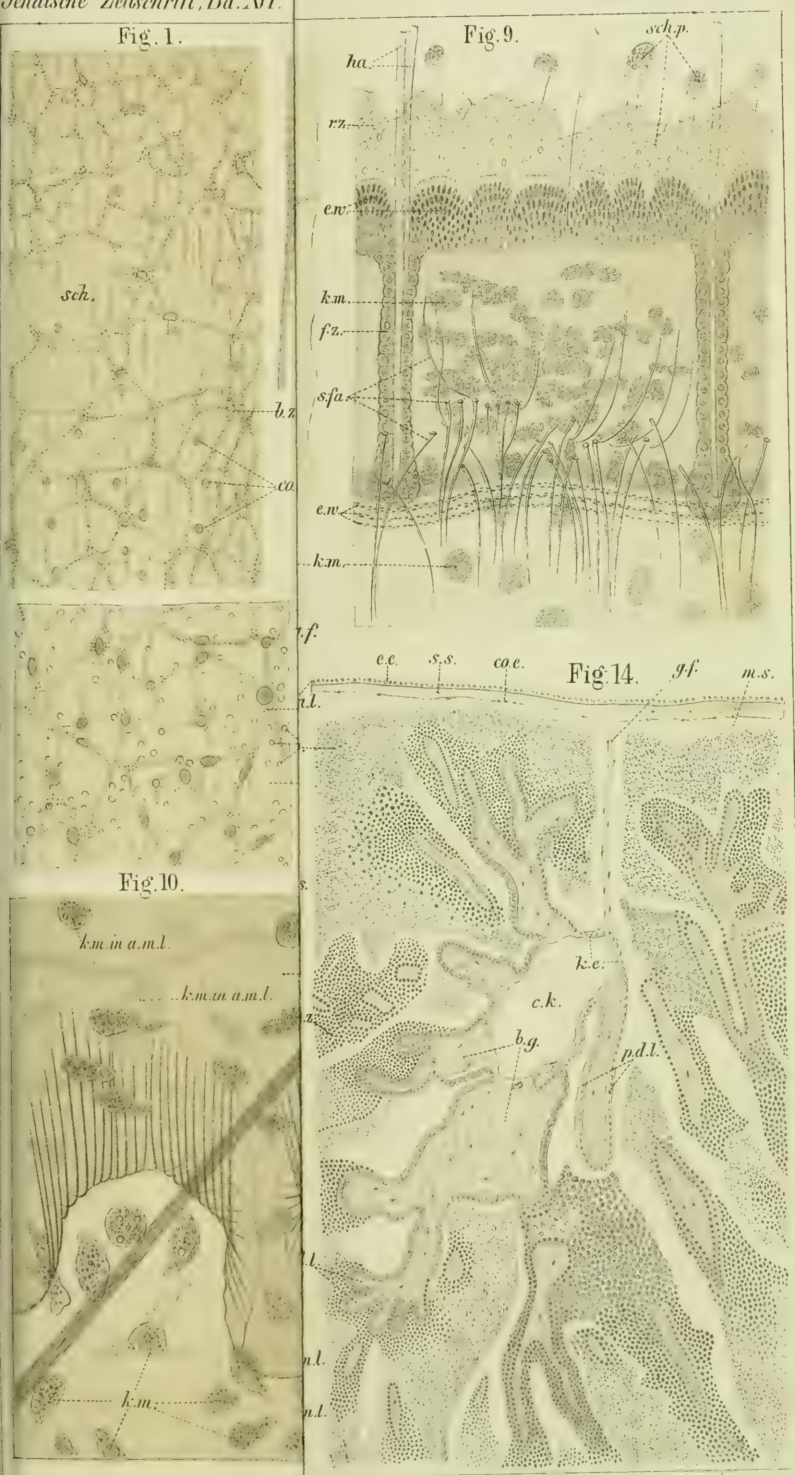


J. F. van Bemmelen del.




Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.

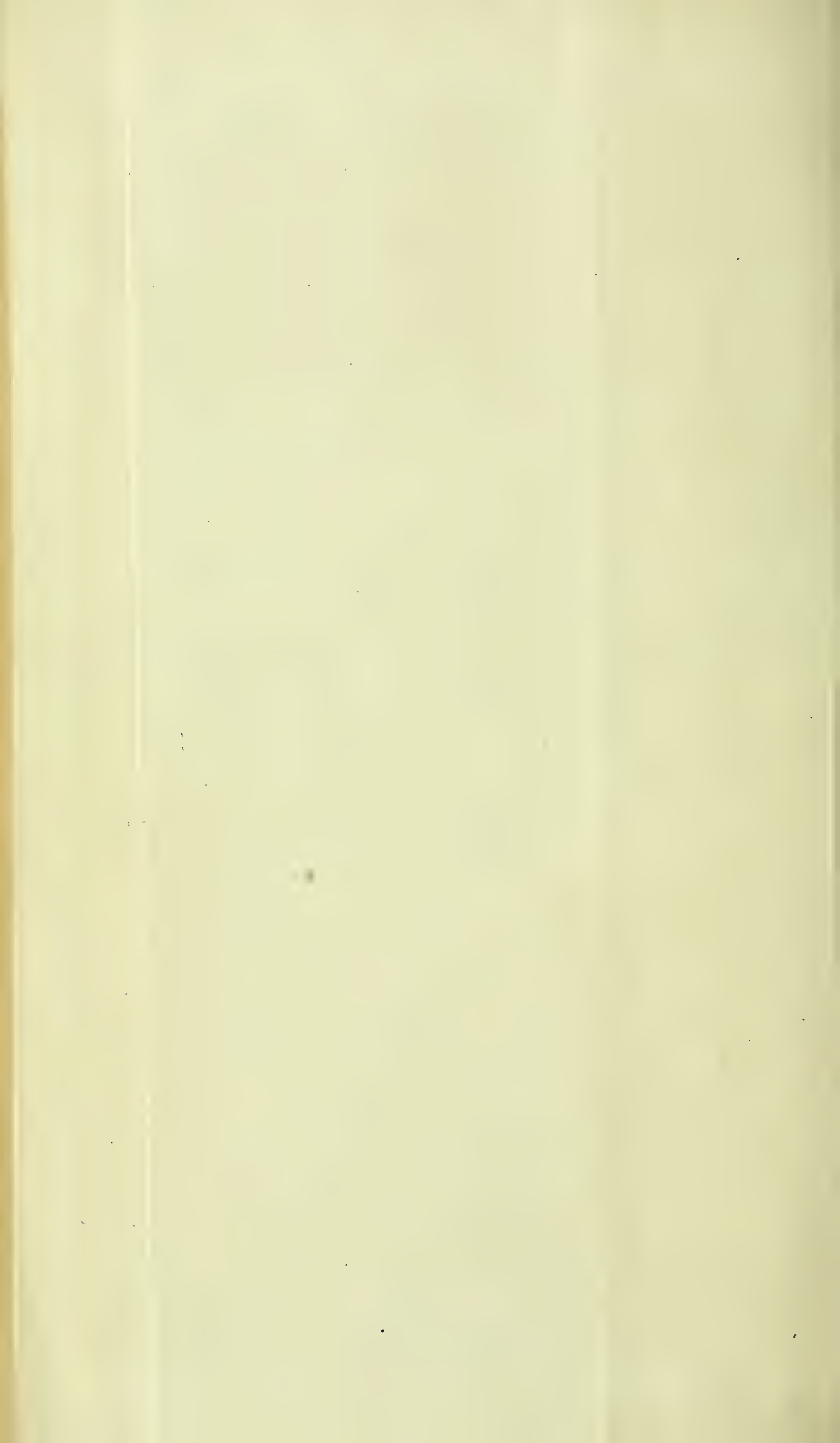


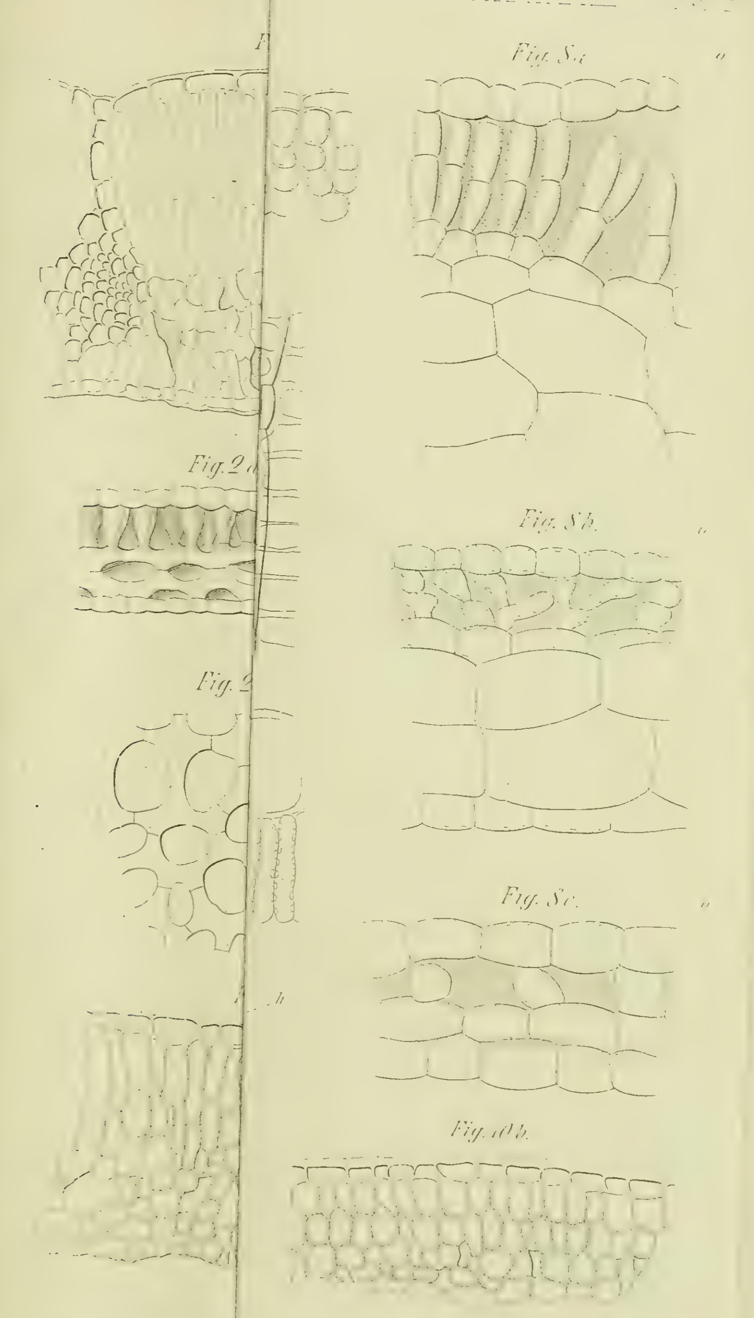

Fig. 1.
sch.
b.z
co.
Fig. 10.
k.m. in a.m.l.
k.m. in a.m.l.
k.m.
Fig. 9.
ha.
sch.p.
r.z.
e.w.
k.m.
f.z.
s.fa.
e.w.
k.m.
Fig. 14.
c.e.
s.s.
co.e.
g.f.
m.s.
k.e.
c.k.
b.g.
p.d.l.



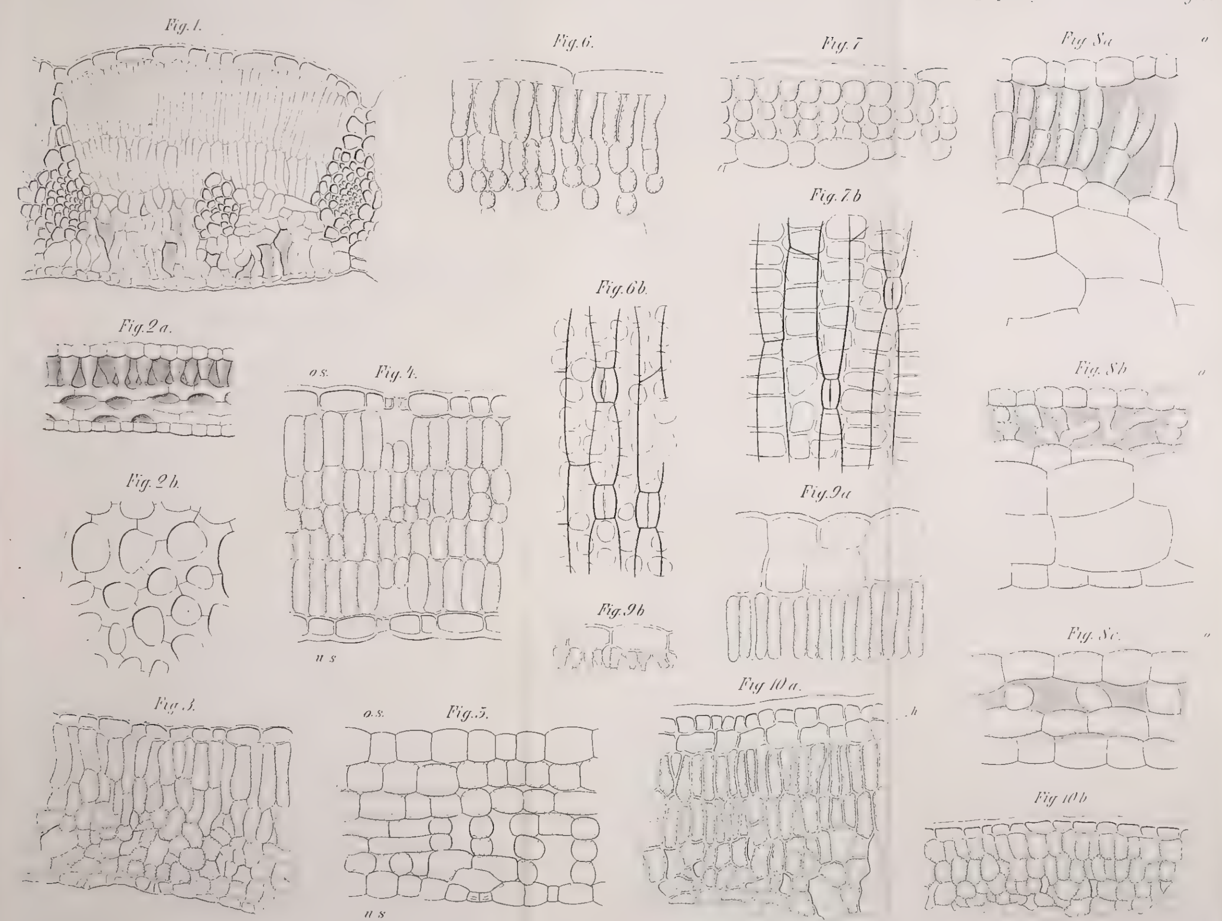


J. F. van Bemmelen del.
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena.



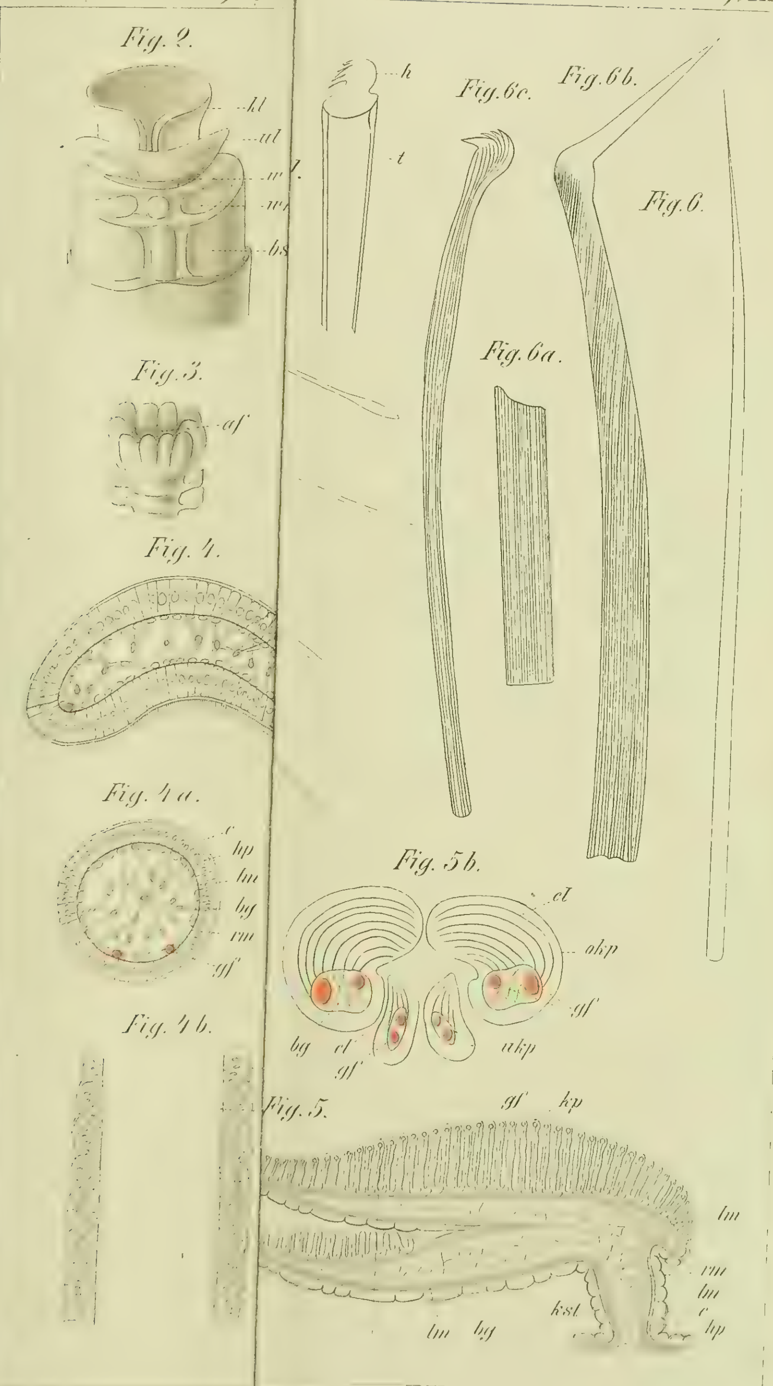

Fig. 8 a
Fig. 2 a
Fig. 8 b
Fig. 2
Fig. 8 c
Fig. 10 b.





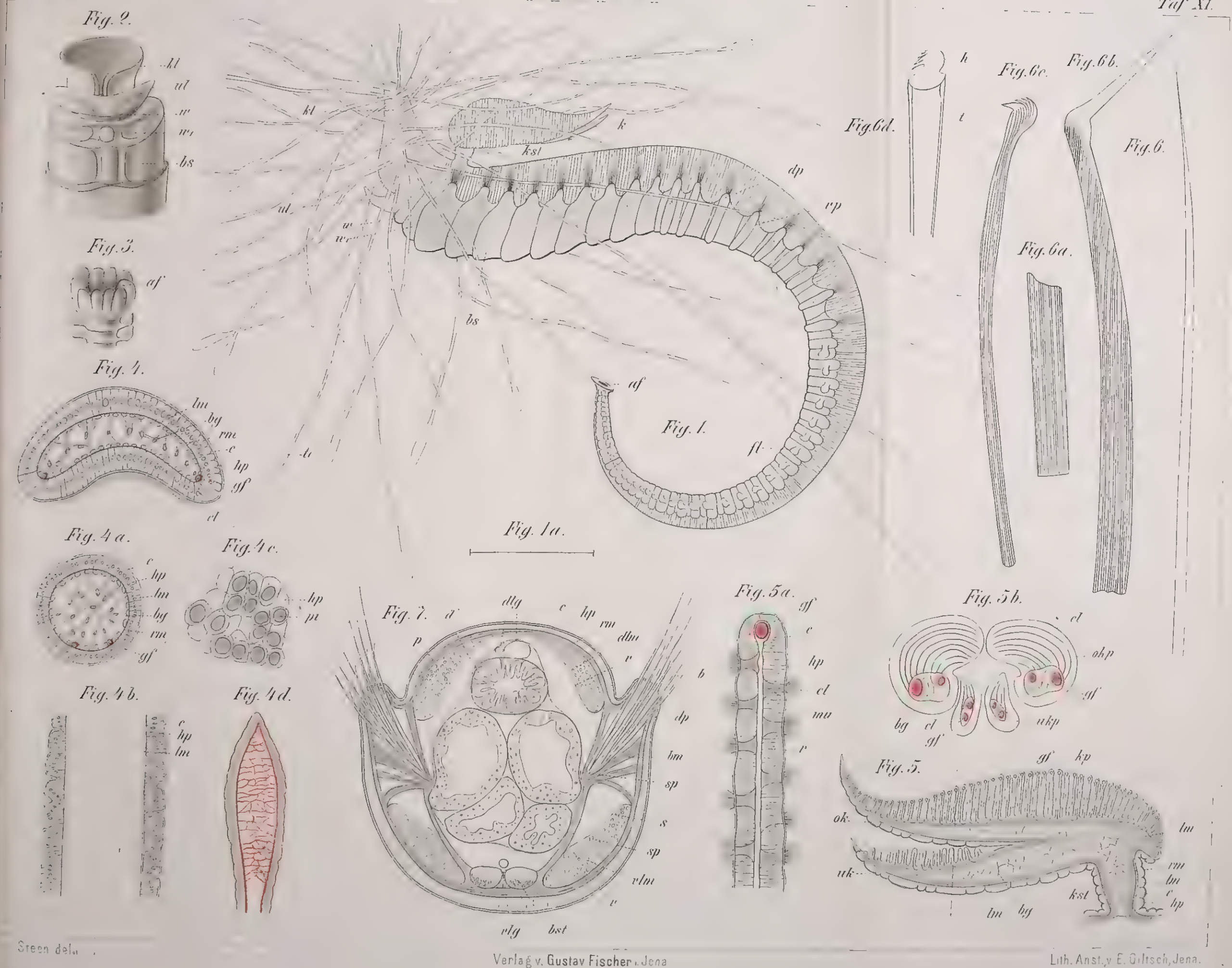
Gustav Fischer



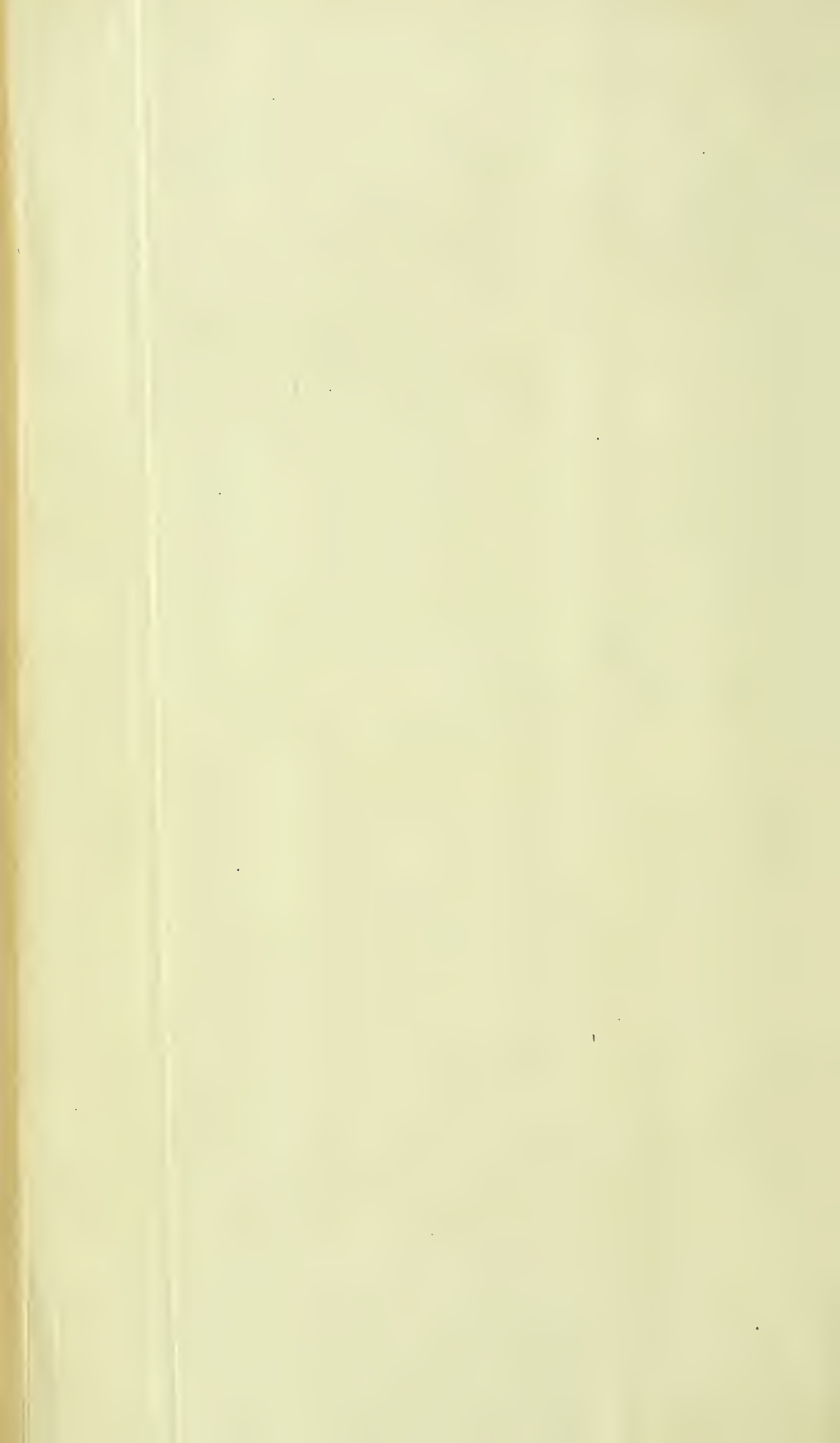


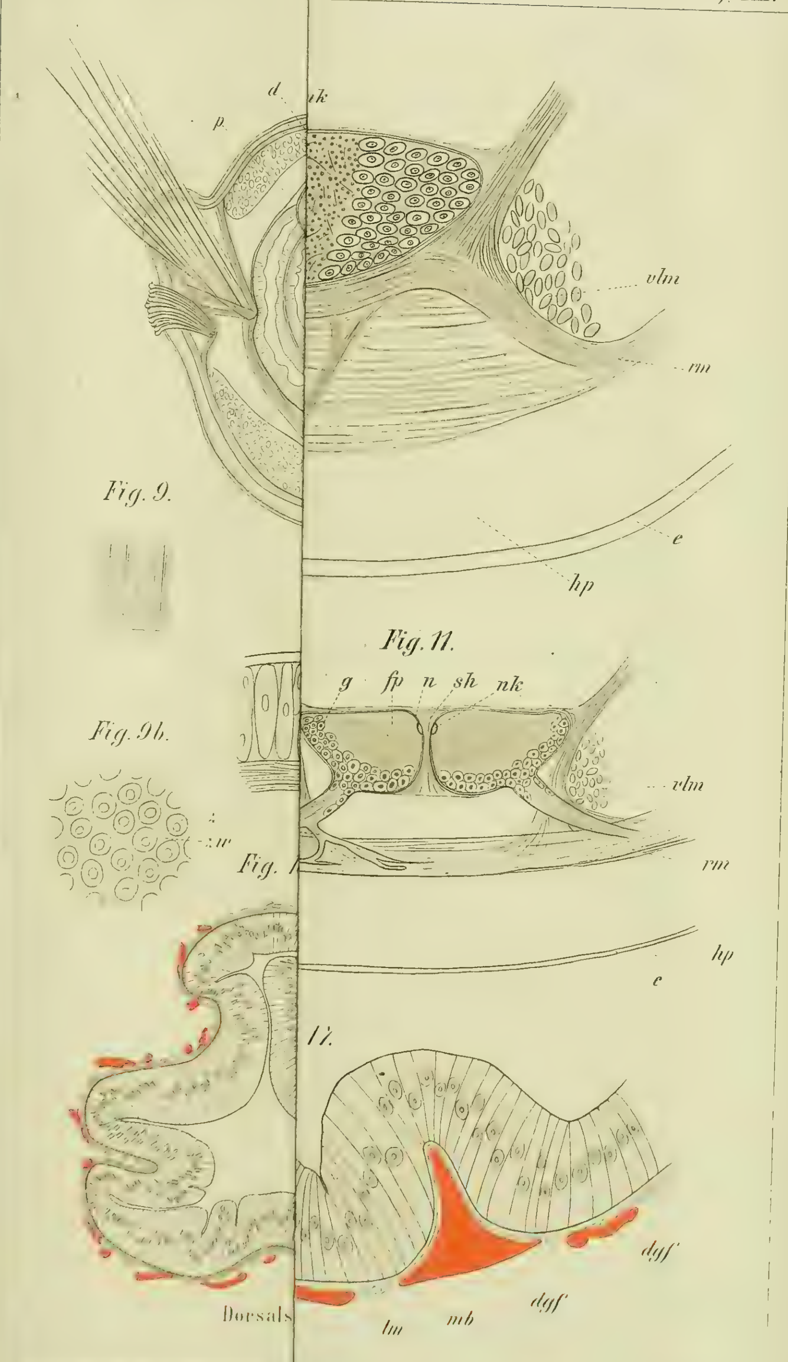
Steen del.
Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.



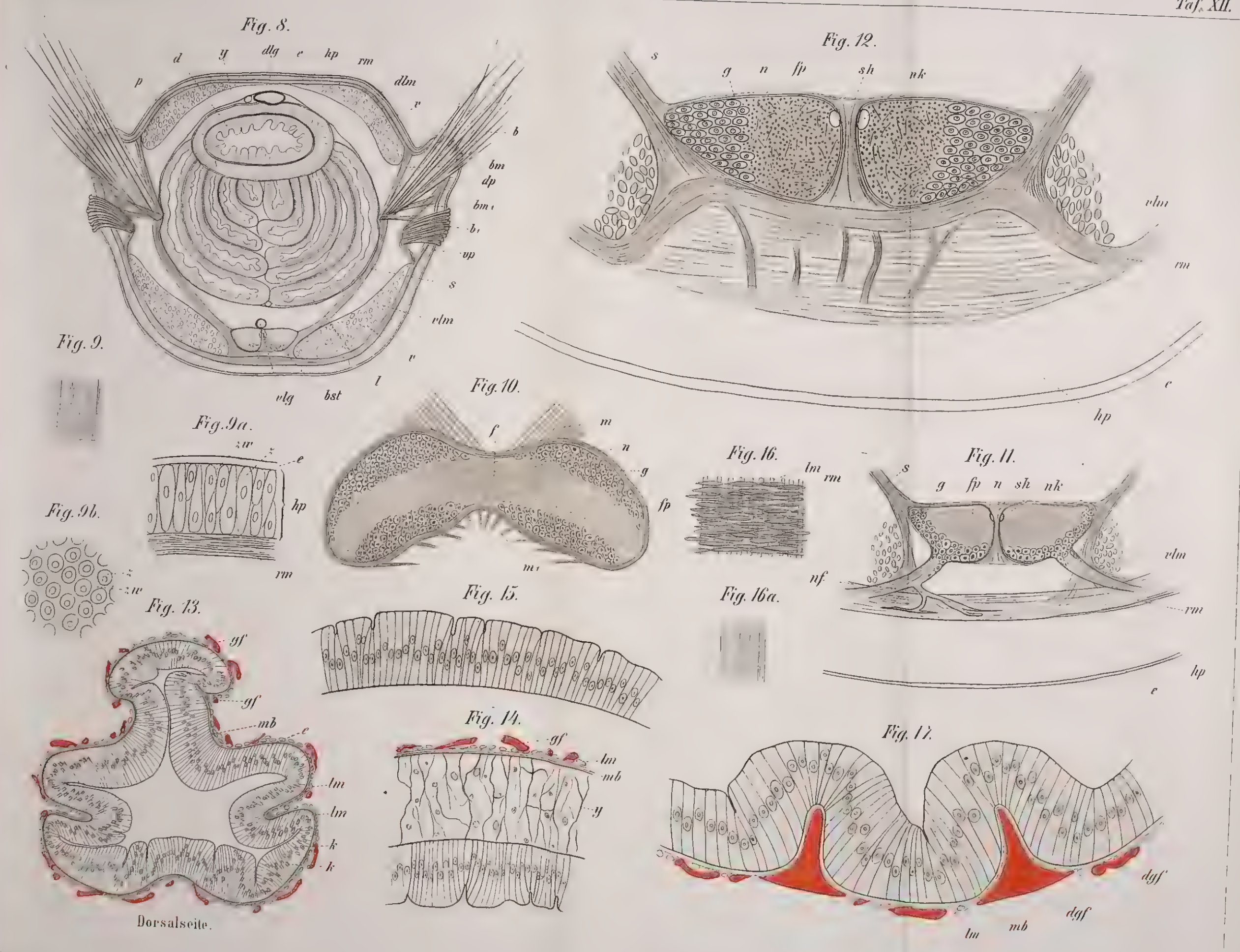


Steen del.
Verlag v. Gustav Fischer, Jena
Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.

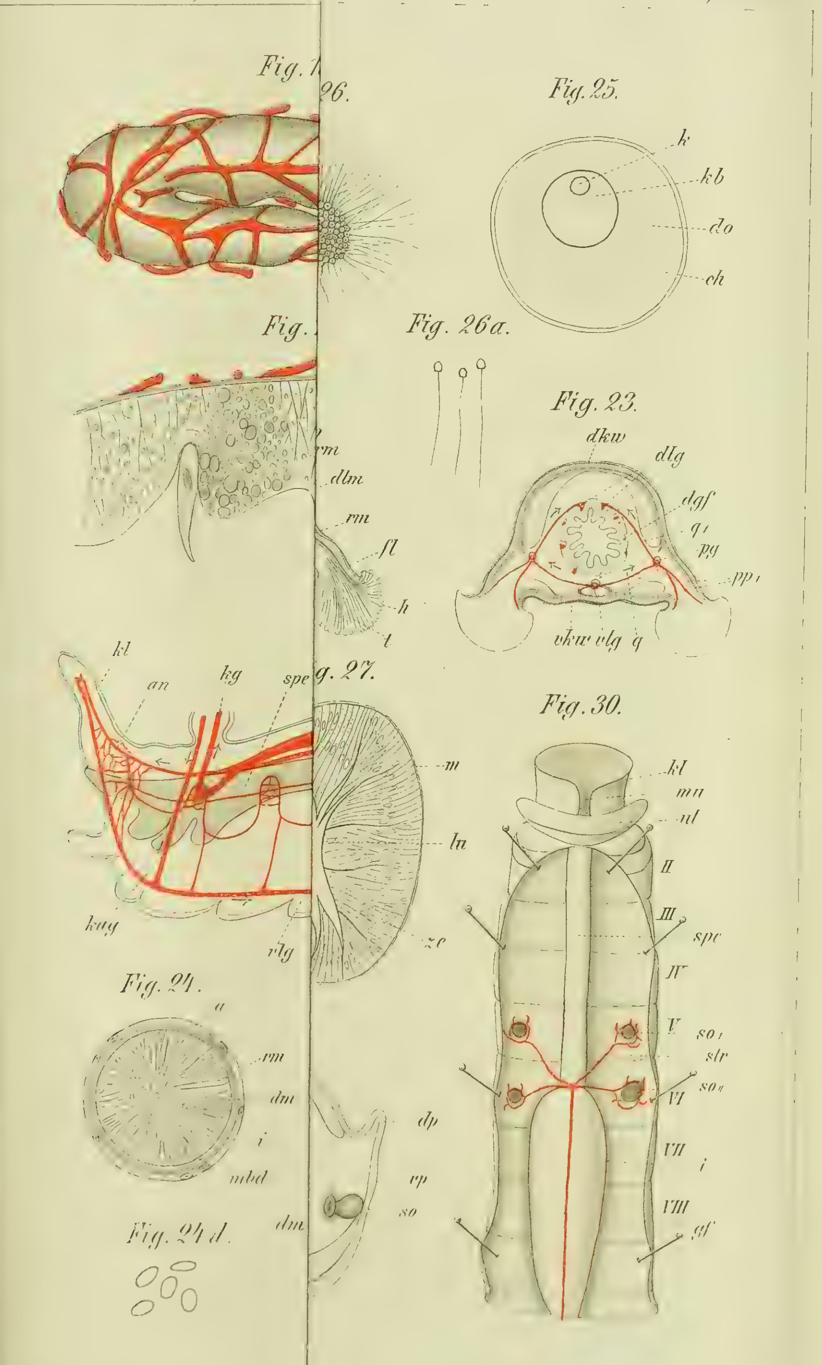



d
nk
p.
vlm
rm
e
hp
Fig. 9.
Fig. 11.
g
fp
n
sh
nk
Fig. 9b.
vlm
rm
hp
e
Dorsals
lm
mb
dgf
dgf




Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 9a.
Fig. 9b.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 16a.
Fig. 17.
Dorsalseite.




Fig. 25.
k
kb
do
ch
Fig. 26a.
Fig. 23.
dkw
dlg
dgf
pg
vkw vlg q
g. 27.
m
ln
ze
Fig. 30.
kl
nl
II
III
spc
V
slr
VI
VII
VIII
Fig. 24.
rm
dm
i
mbd
Fig. 24 d.
dp
so
kl
an
kg
spe
kag
vlg
rm
dlm
fl
h
t
26.



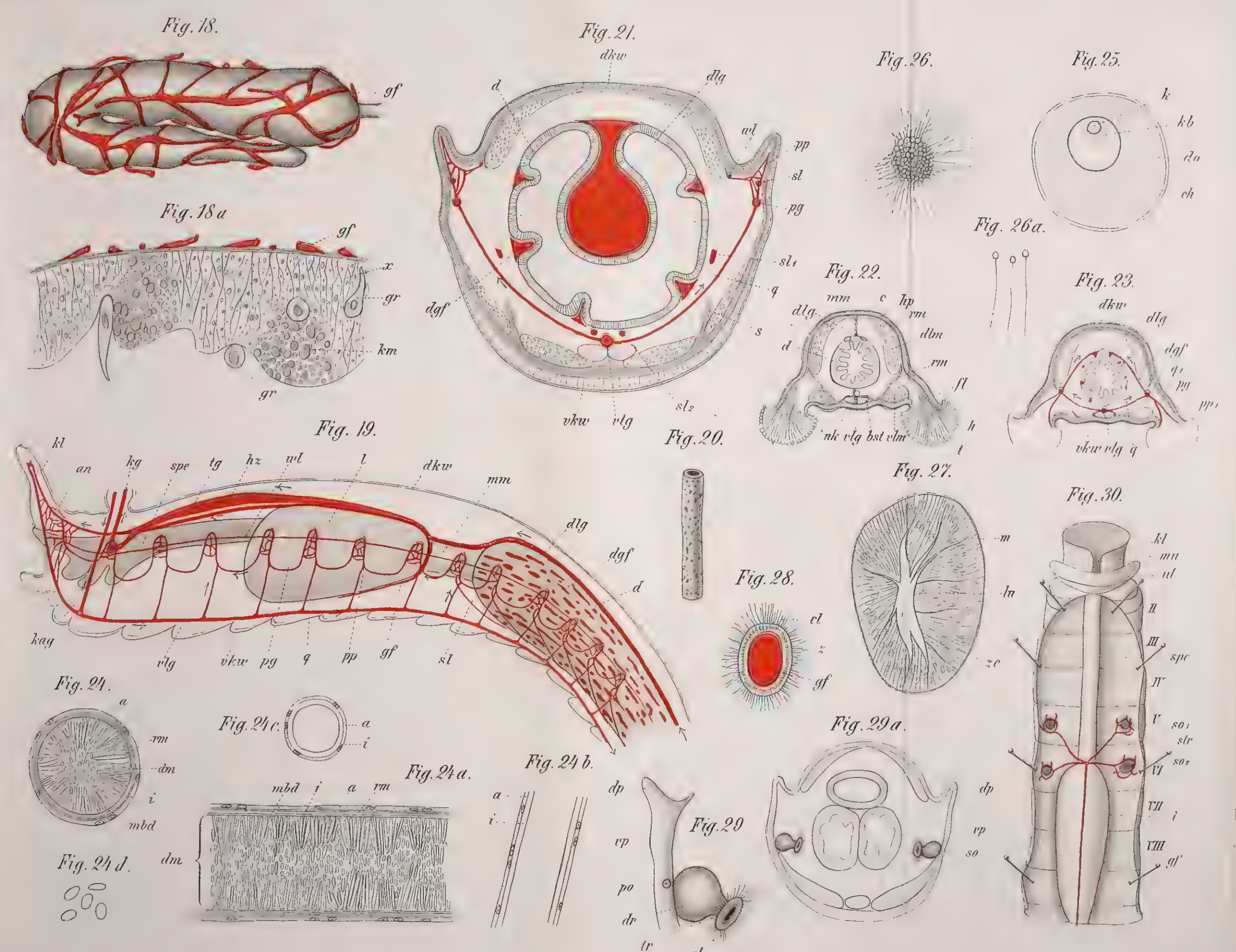

Fig. 18.
gf
Fig. 18 a
gf
x
gr
km
gr
Fig. 21.
dkw
d
dlg
wl
pp
sl
pg
sl₁
q
dgf
s
vkw
vlg
sl₂
Fig. 26.
Fig. 25.
k
kb
do
ch
Fig. 26 a.
Fig. 22.
mm
c
hp
dlg
rm
dlm
d
rm
fl
h
nk vlg bst vlm
t
Fig. 23.
dkw
dlg
dgf
q
pg
pp
vkw vlg q
Fig. 19.
kl
an
kg
spe
tg
hz
wl
l
dkw
mm
dlg
dgf
d
kag
vlg
vkw
pg
q
pp
gf
sl
Fig. 20.
Fig. 28.
cl
z
gf
Fig. 27.
m
ln
zc
Fig. 30.
kl
mu
ul
II
III
spc
IV
V
so₁
str
so₂
VI
VII
i
VIII
gf
Fig. 24.
a
rm
dm
i
mbd
Fig. 24 c.
a
i
Fig. 24 a.
mbd
i
a
rm
dm
Fig. 24 d.
Fig. 24 b.
a
i
dp
vp
po
dr
tr
cl
Fig. 29
Fig. 29 a.
dp
vp
so



Fig. 7.

N
gl
ch
Me
Ent
dh

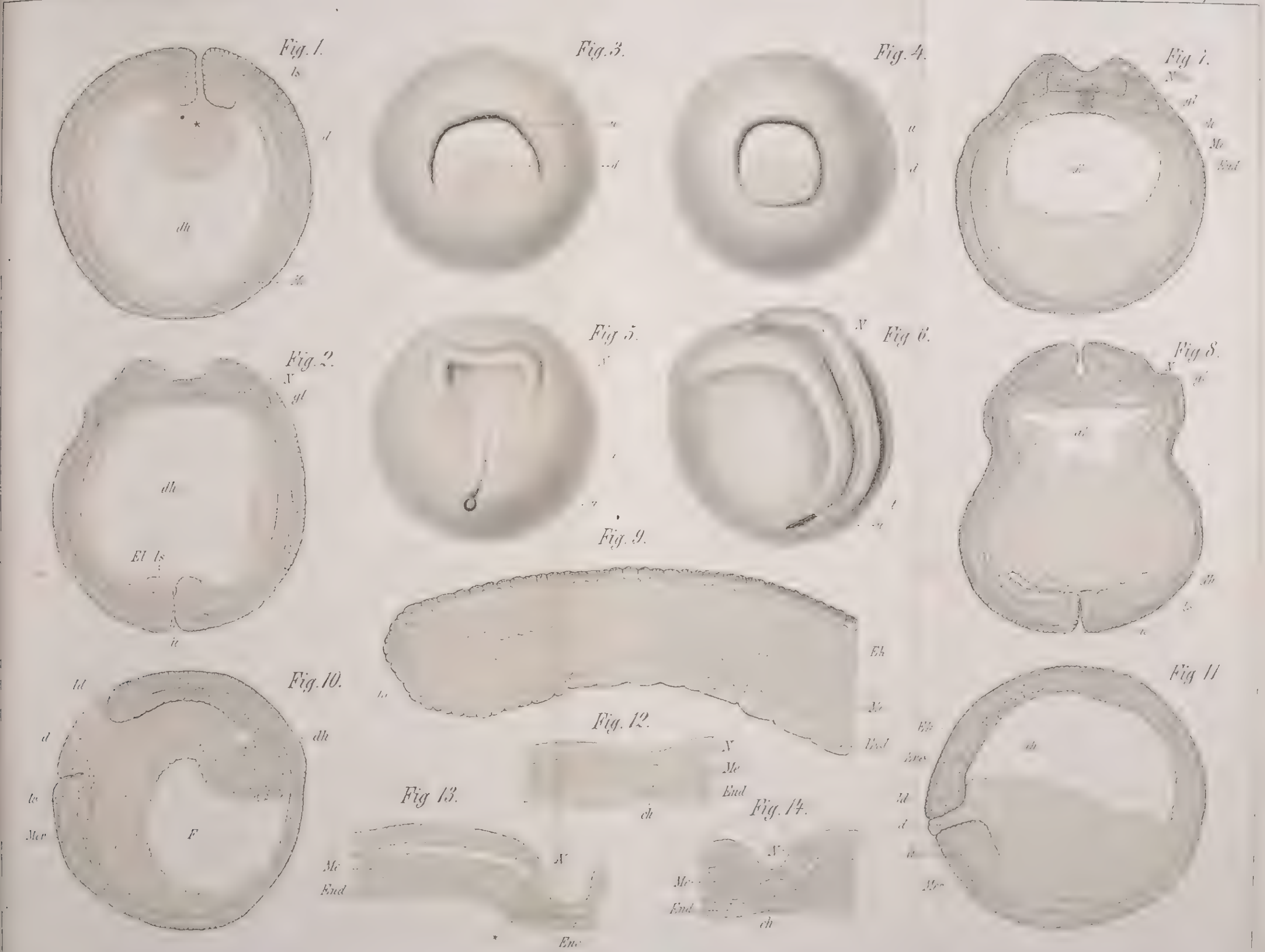
Fig. 8.

gl
dh
dh
Kl ls
Kr
ls

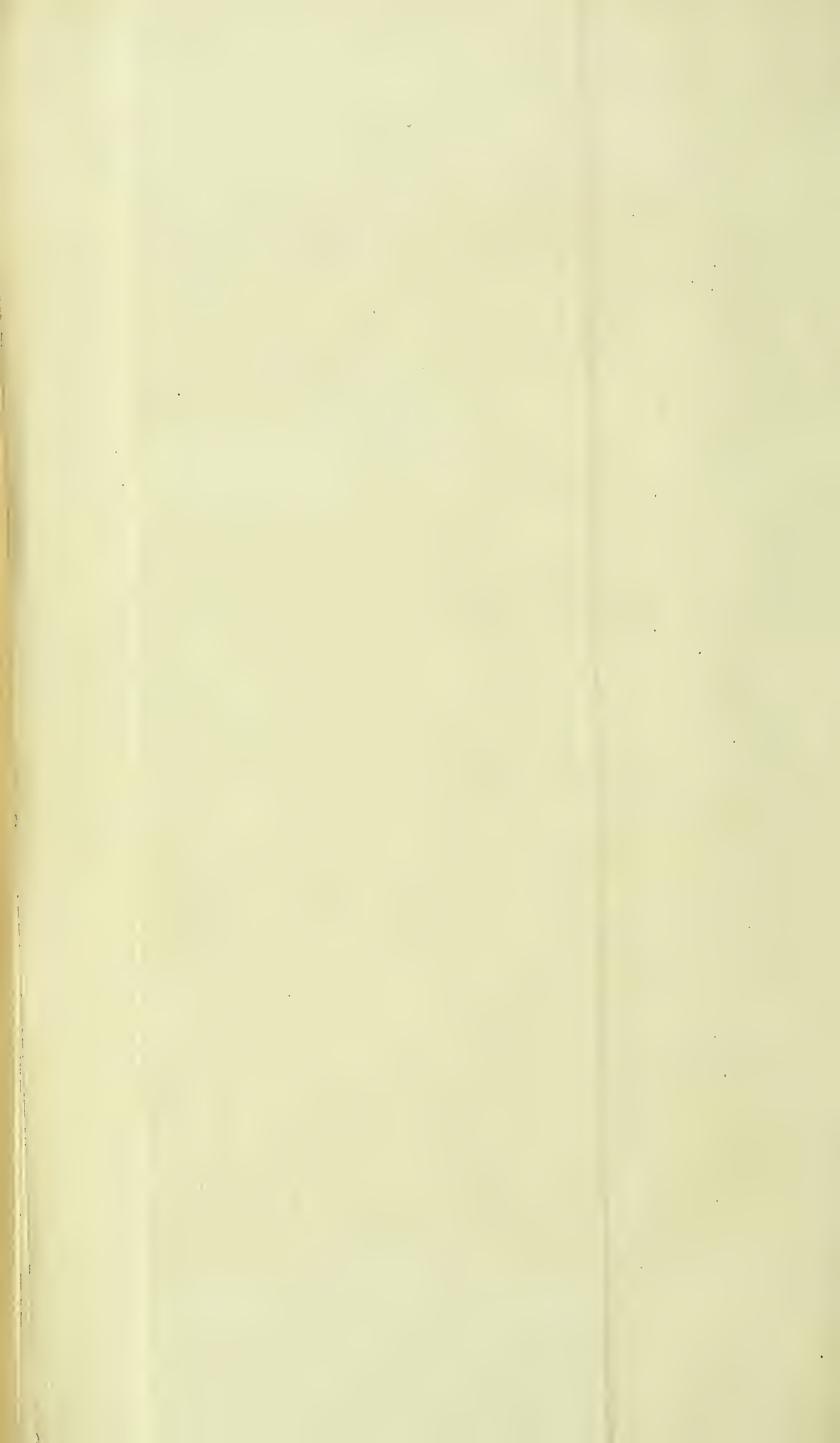
Fig. 11.

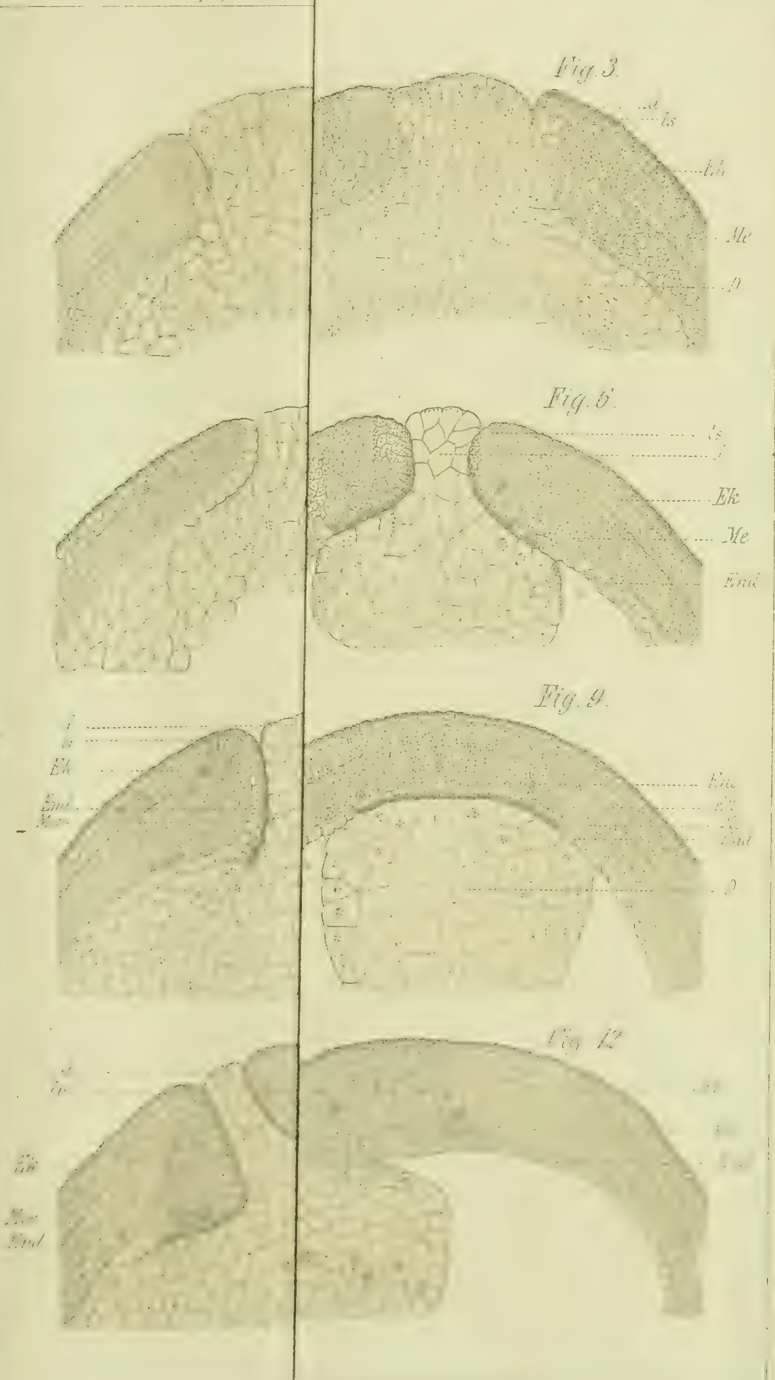
O. Hertwig f. Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena



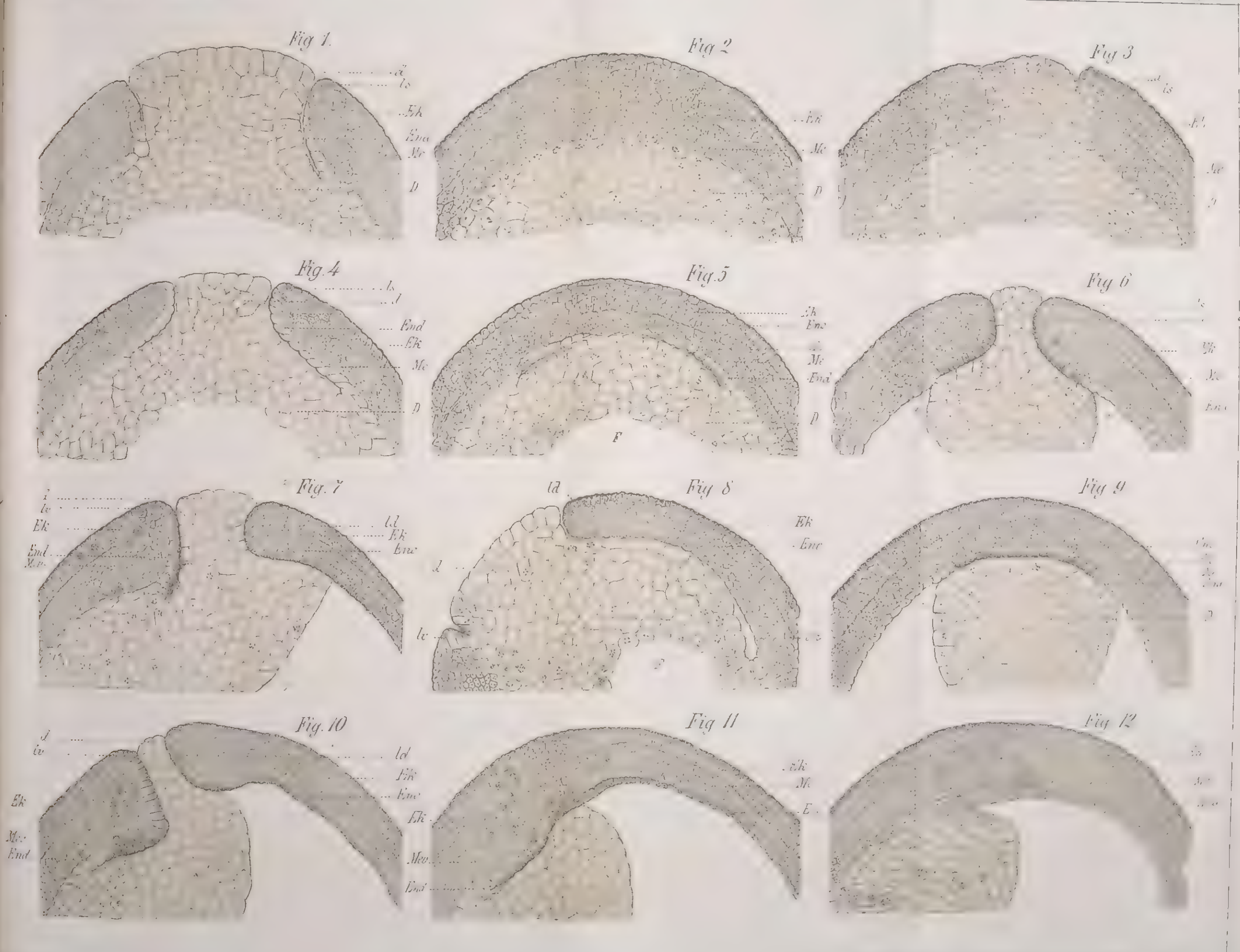


Verlag v. Gustav Fischer, Jena.
Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.



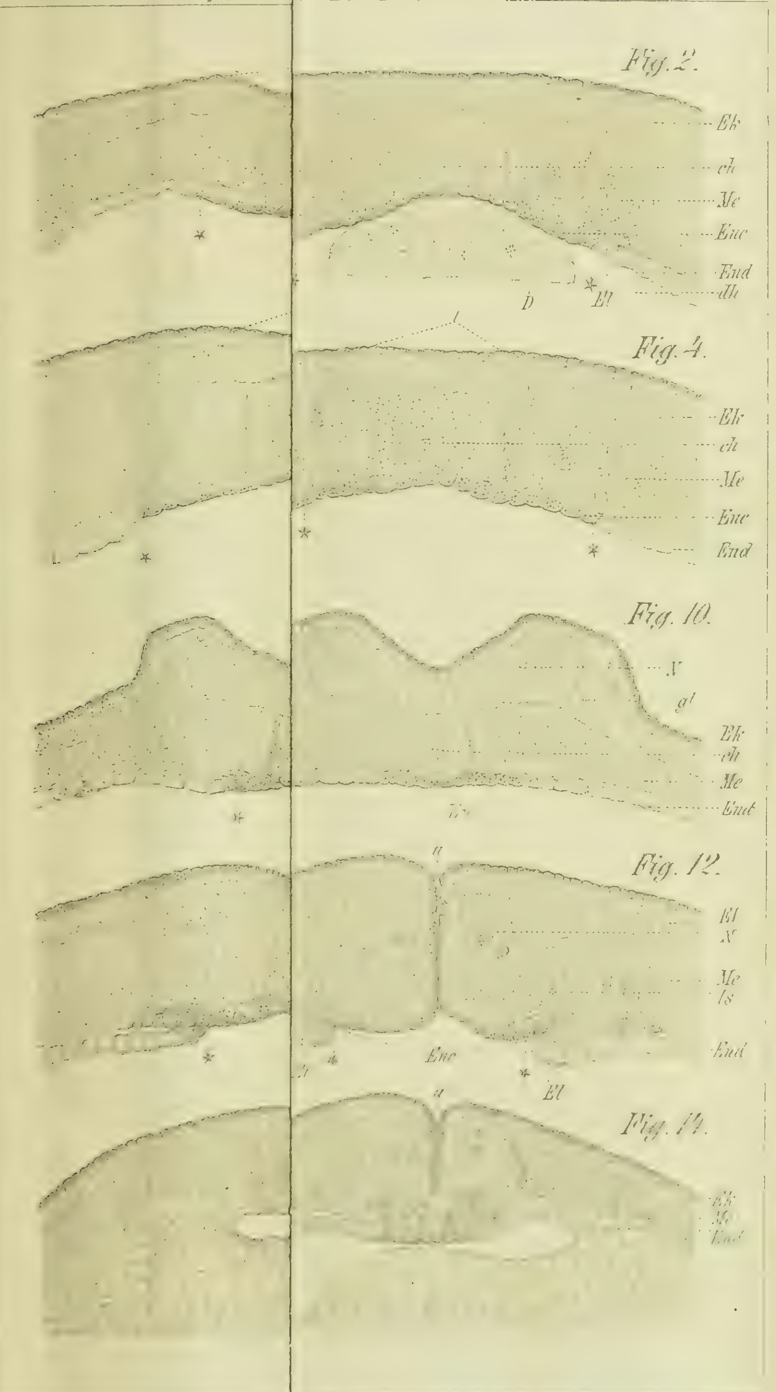

Fig. 3.
Ek
Me
Fig. 5.
Ek
Me
End
Fig. 9.
Ek
End
Fig. 12
Ek
End



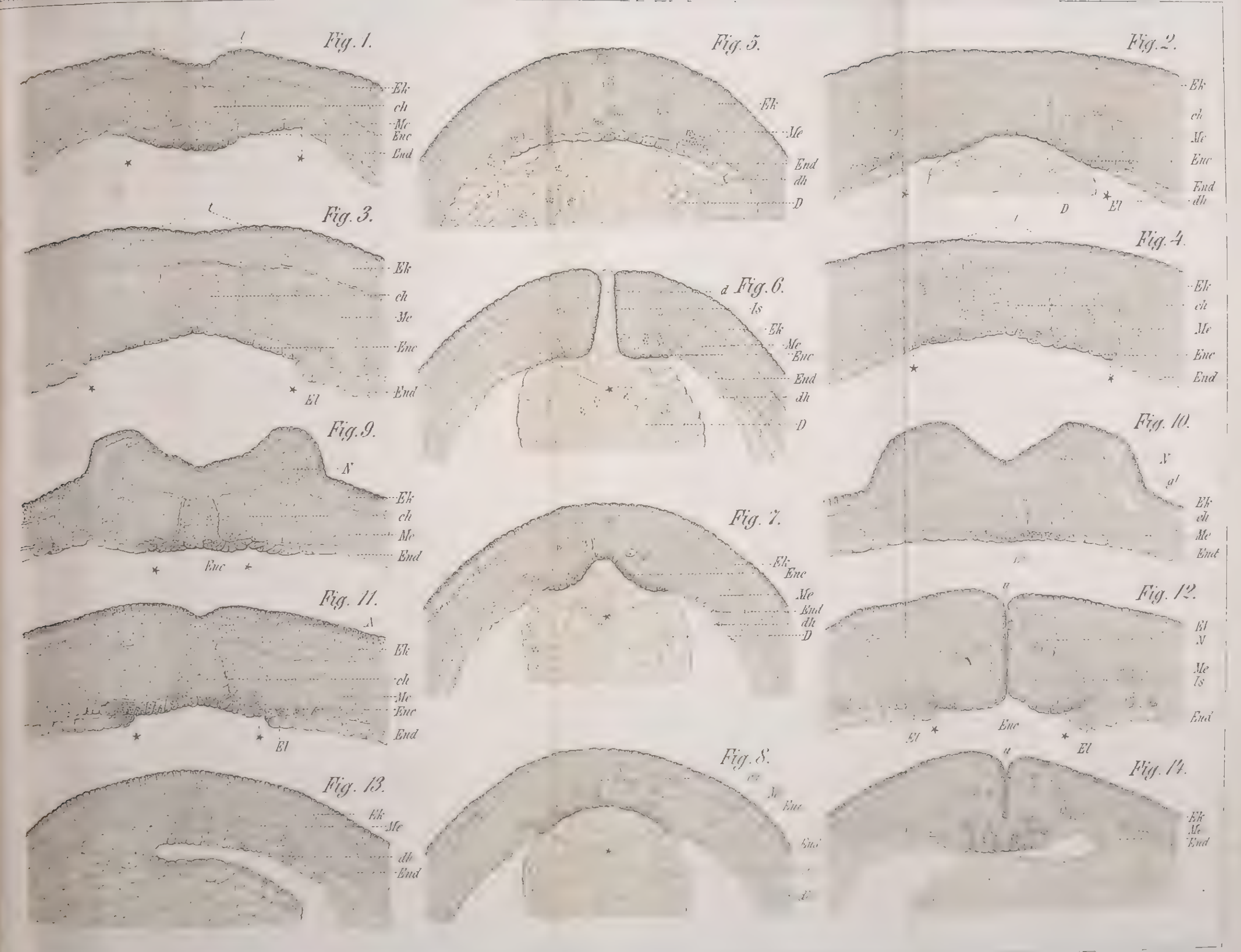


Verlag v. Gustav Fischer, Jena

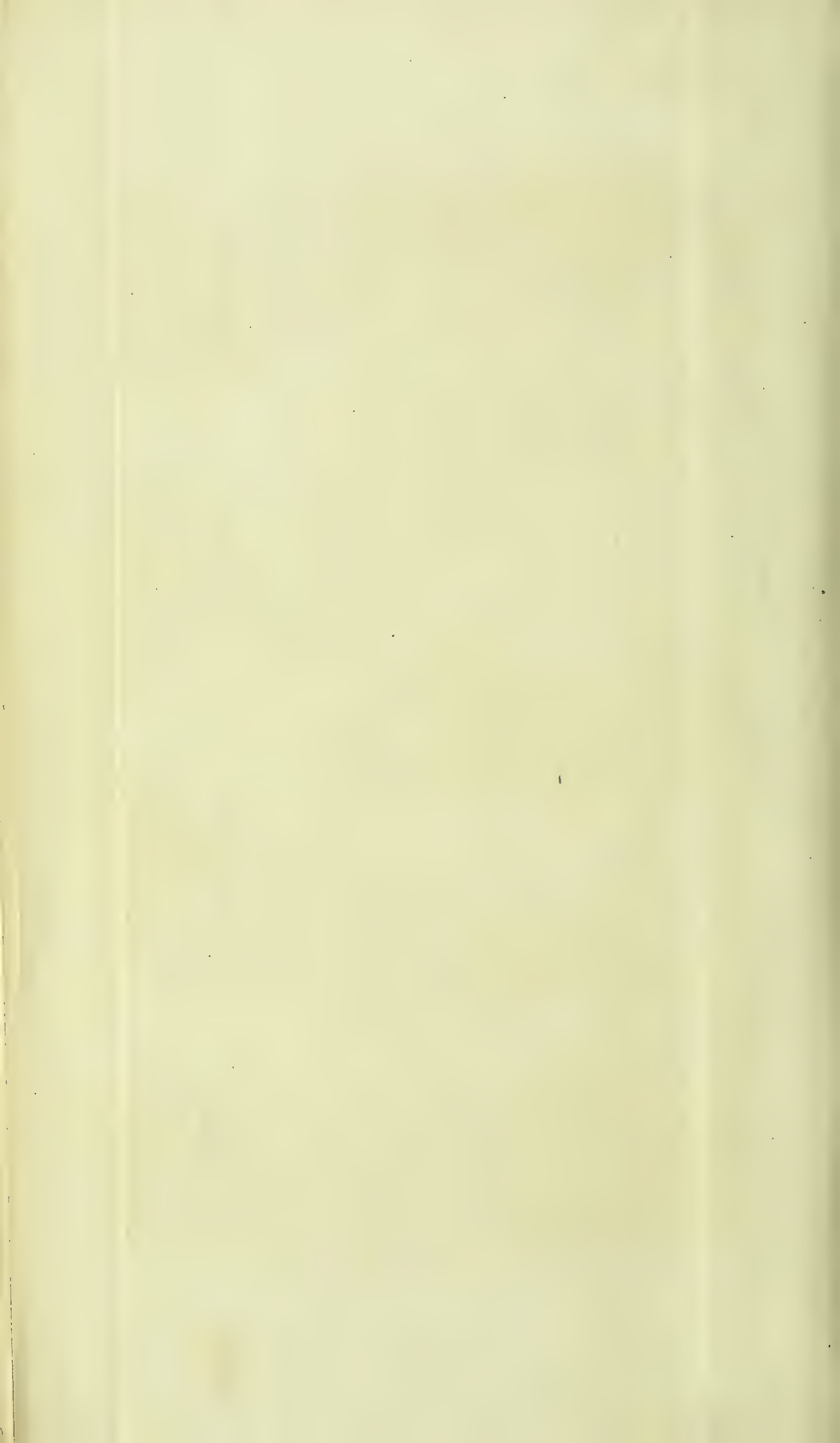
Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena

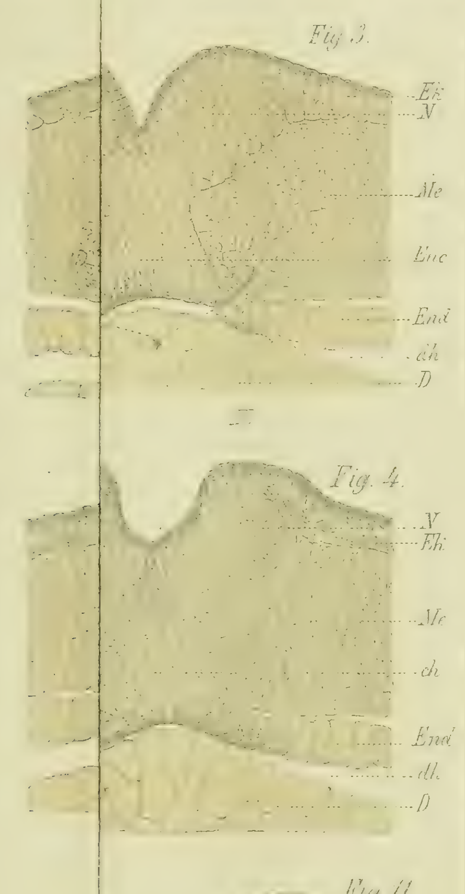

Fig. 2.
Ek
ch
Me
Enc
End
dh
El
Fig. 4.
Ek
ch
Me
Enc
End
Fig. 10.
N
g'
Ek
ch
Me
End
Fig. 12.
a
El
N
Me
ls
End
Enc
El
a
Fig. 14.





Verlag v. Gustav Fischer, Jena





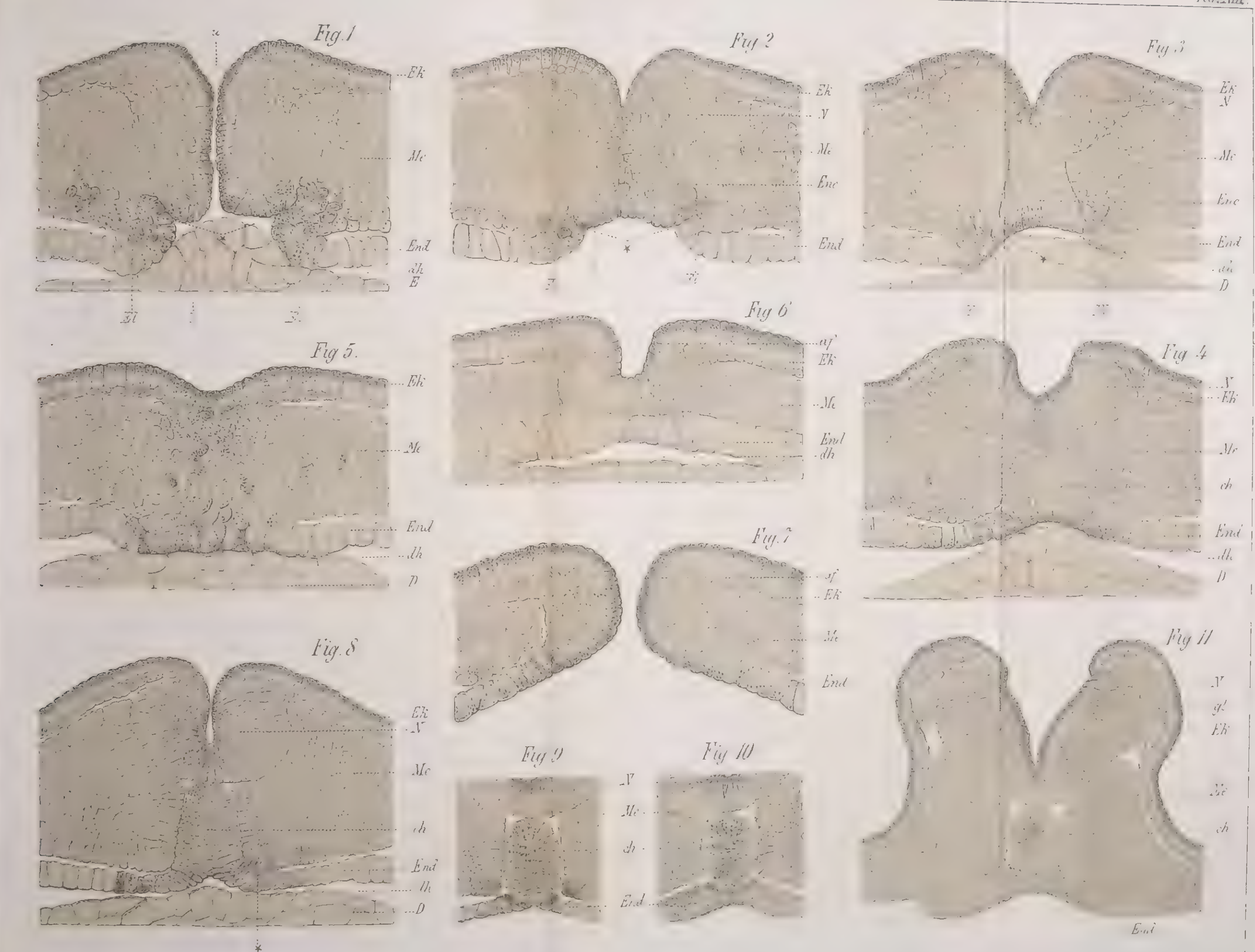


k
e
nd
Ek
Me
End
k
Me
nd
nd
k
e
nd

O. Hertwig fec.

Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena

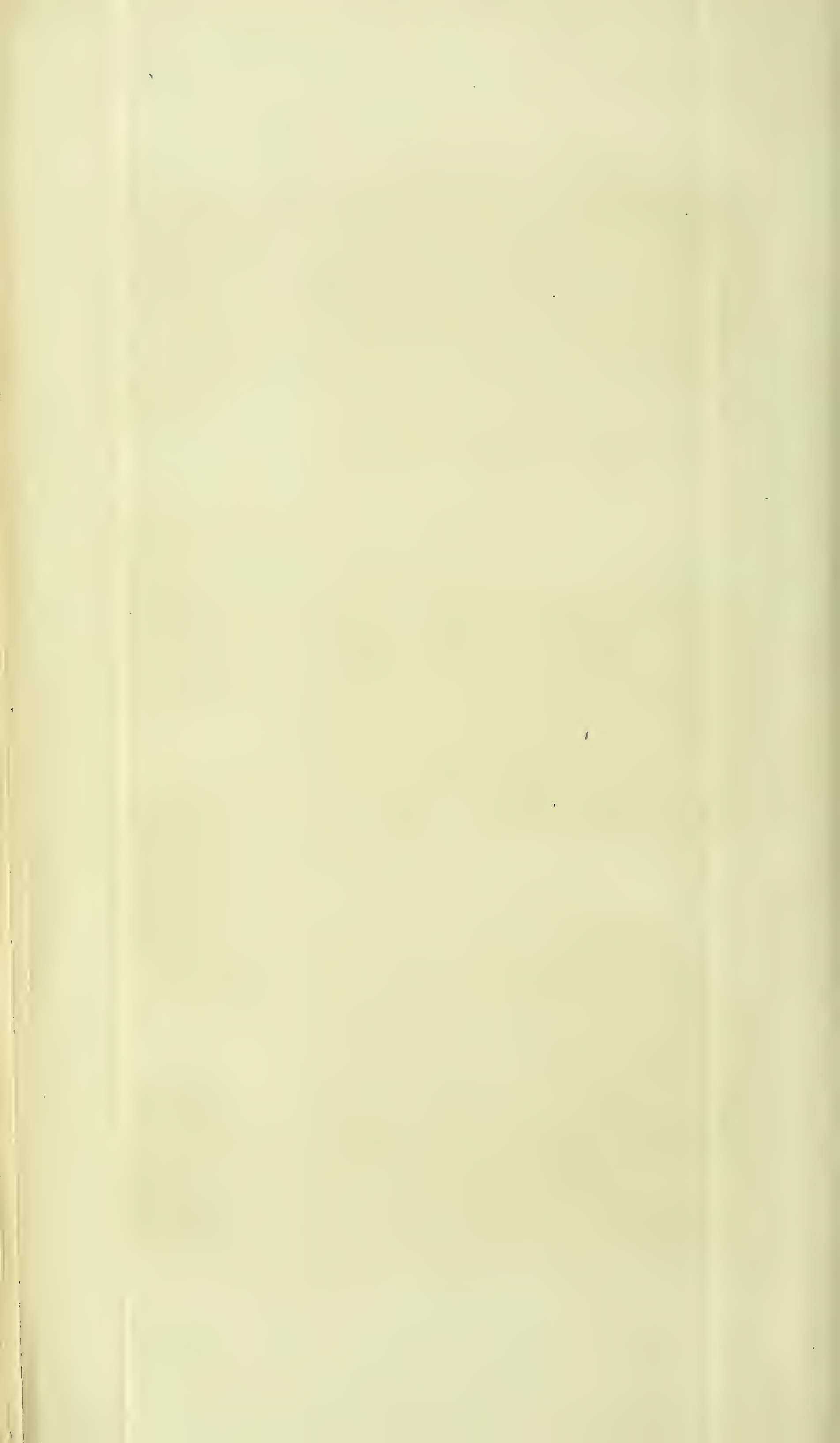


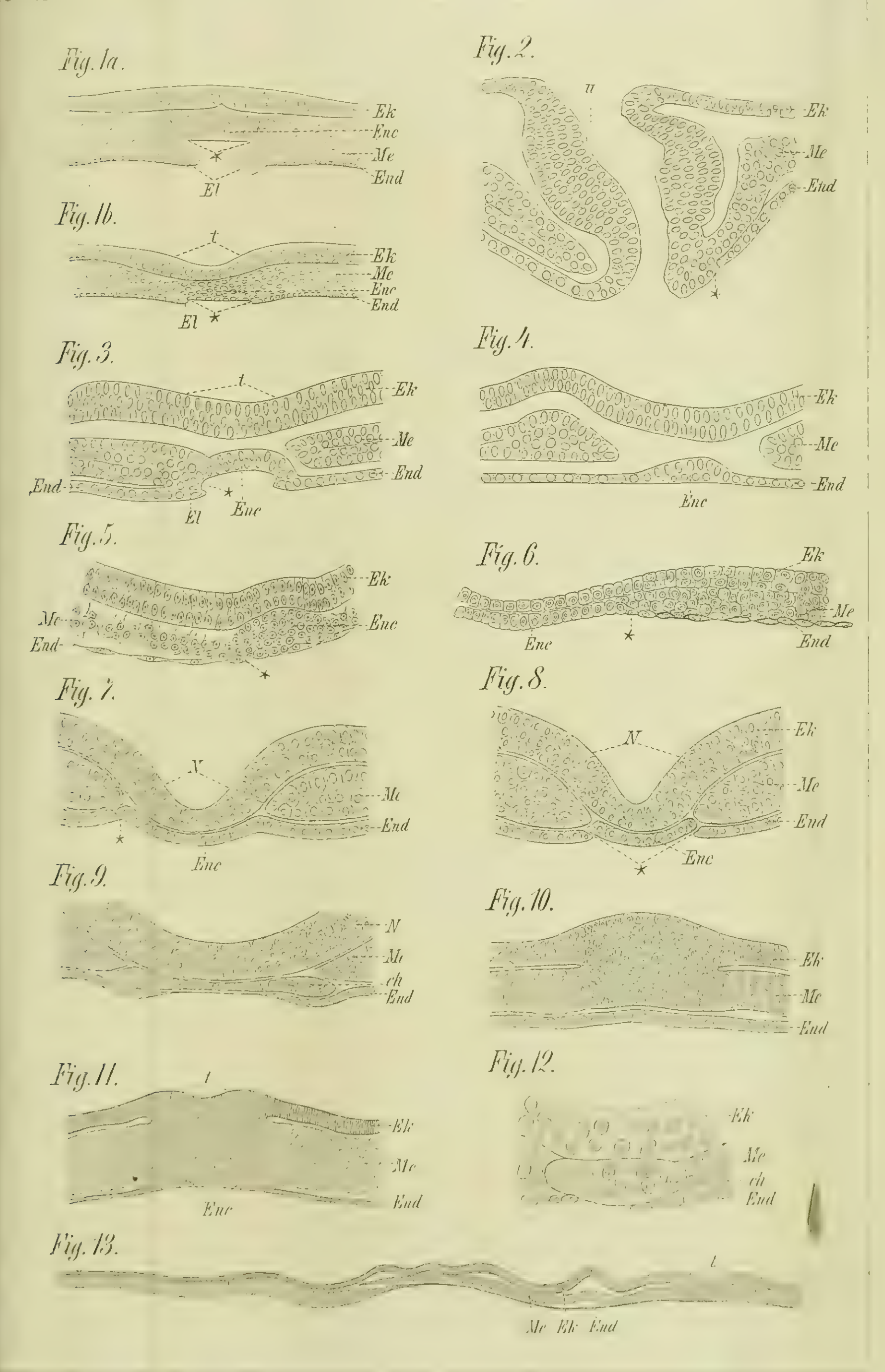


O. Hertwig fec.

Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

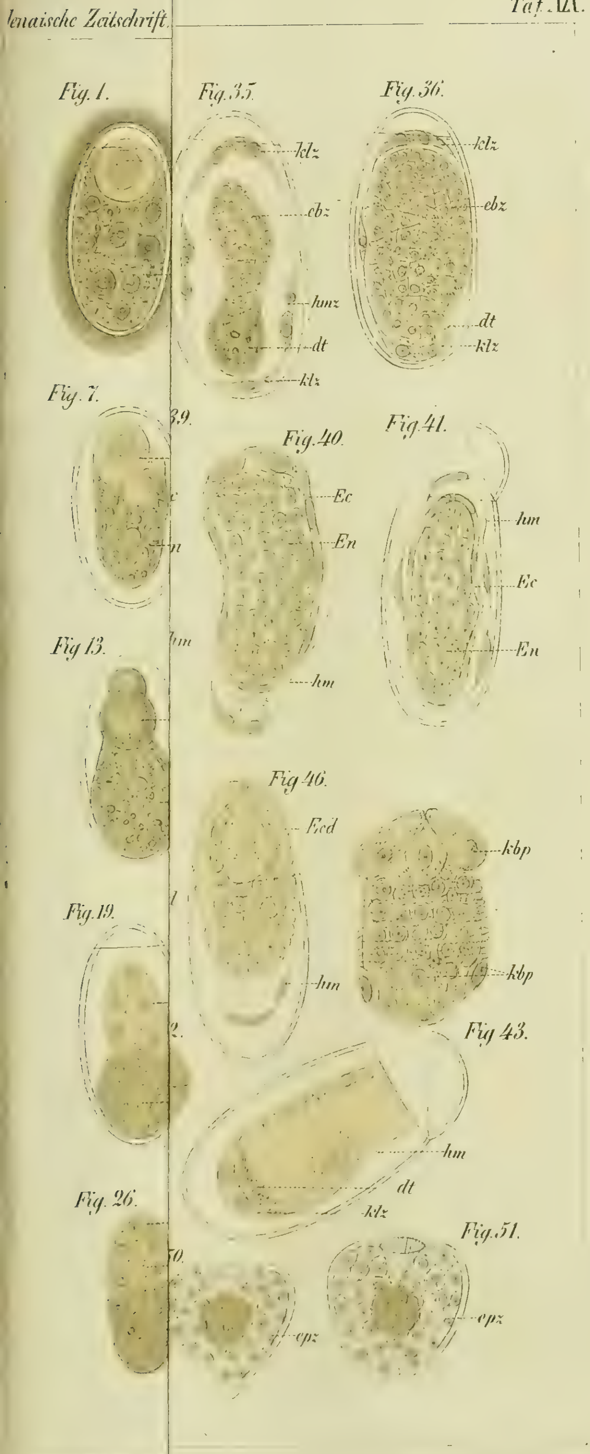
Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena





Verlag v. Gustav Fischer, Jena.





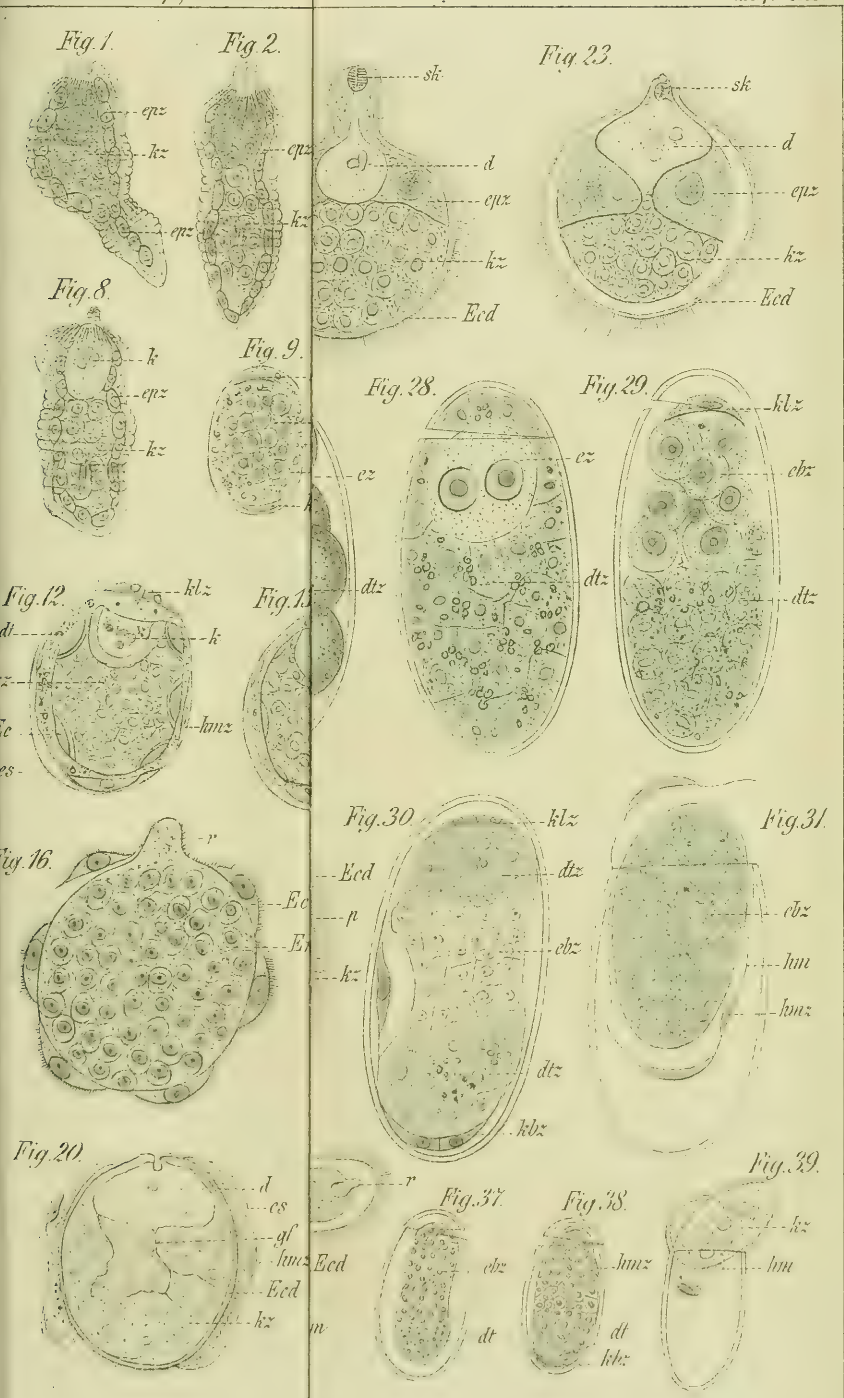
Schauinsland del.





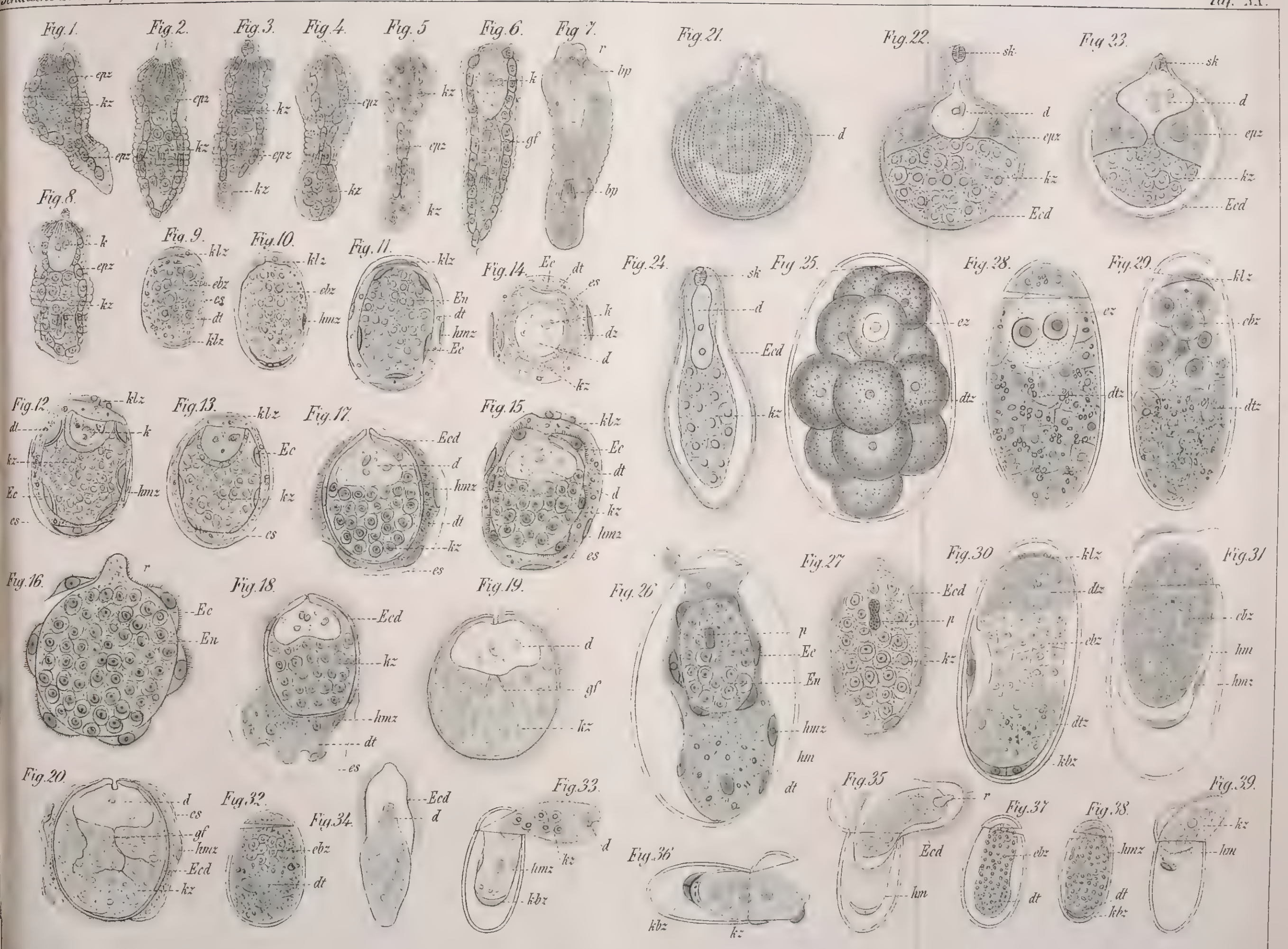
H. Schauinsland del. Verlag v. Gustav Fischer in Jena. Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena.





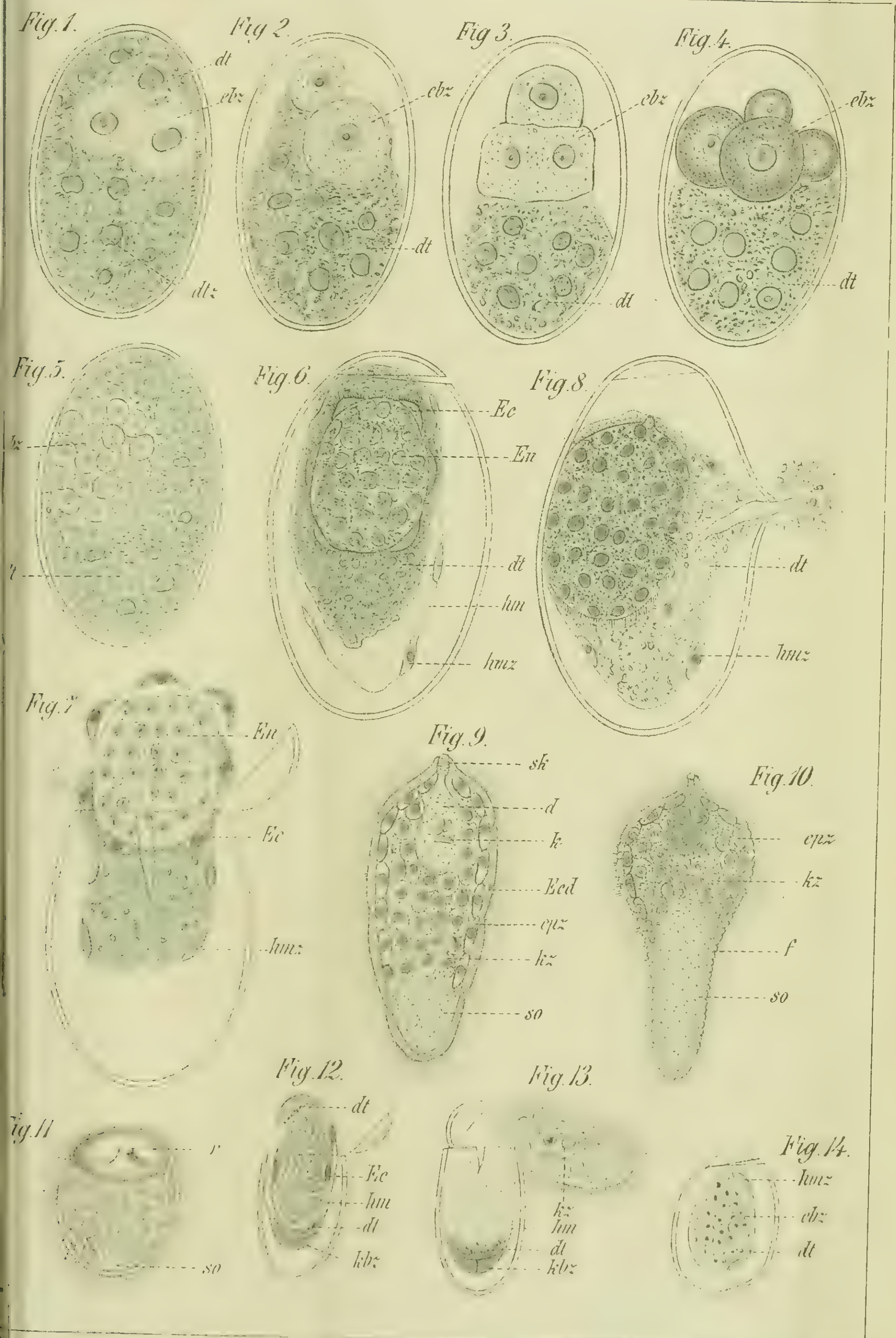
Schauinsland del. Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.





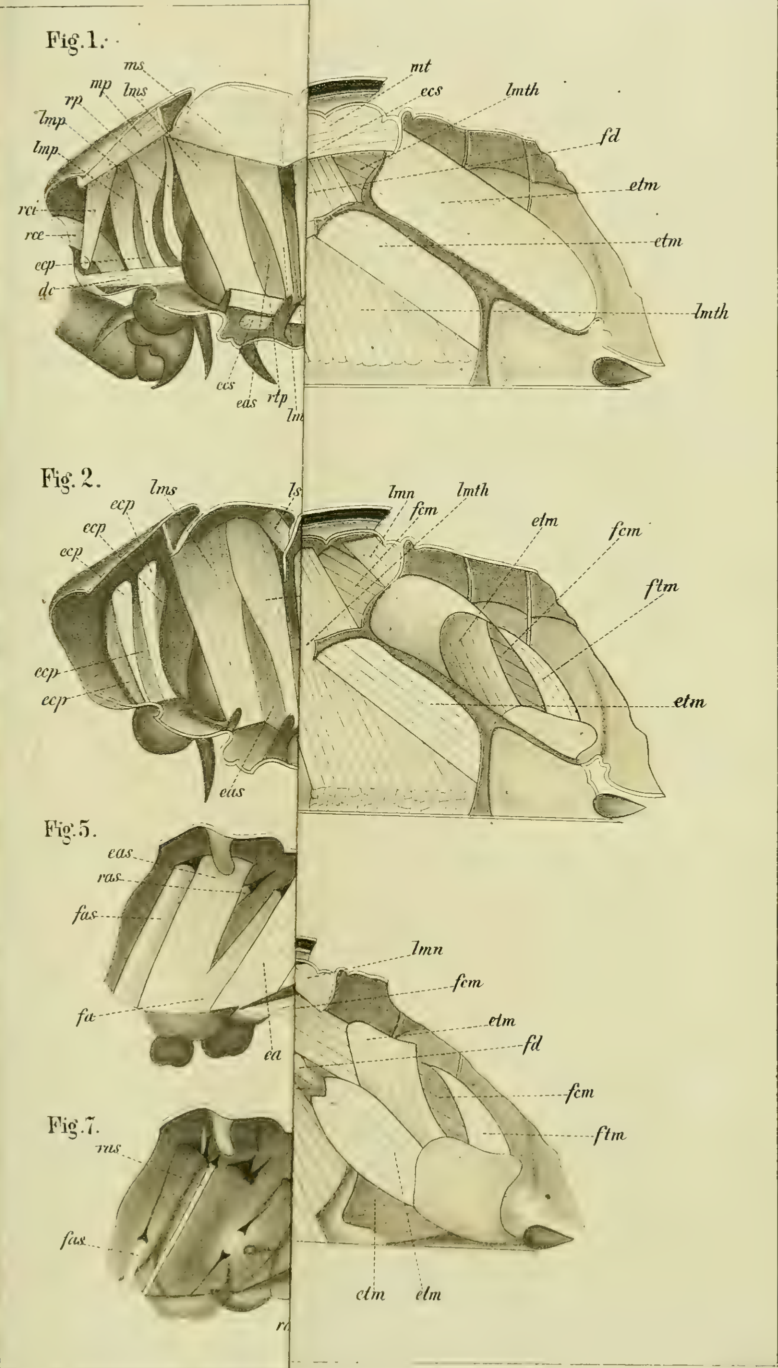
H. Schauinsland del. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.





insland del
Verlag v. Gustav Fischer, Jena
lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.

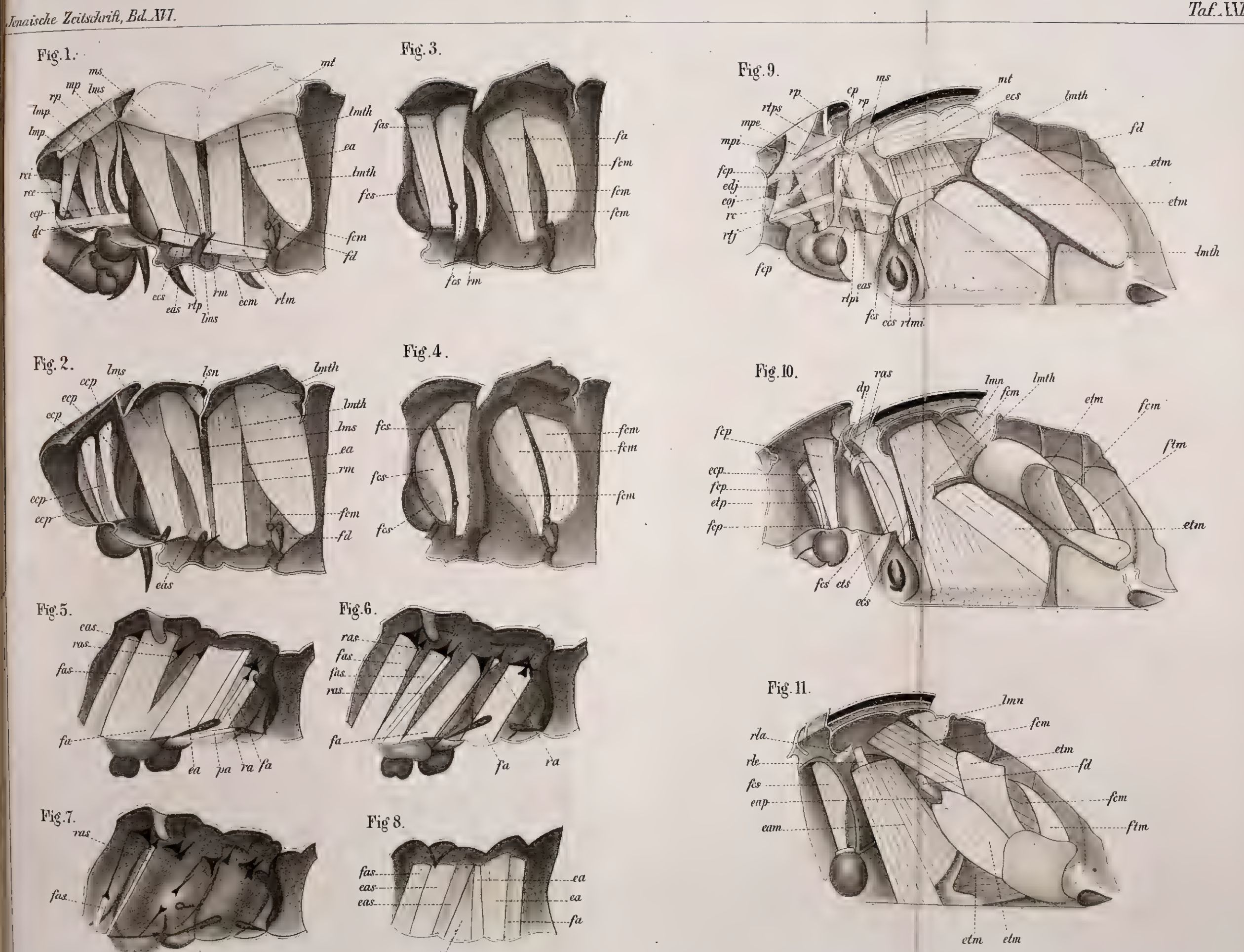




C. Luks ad nat.

Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena.



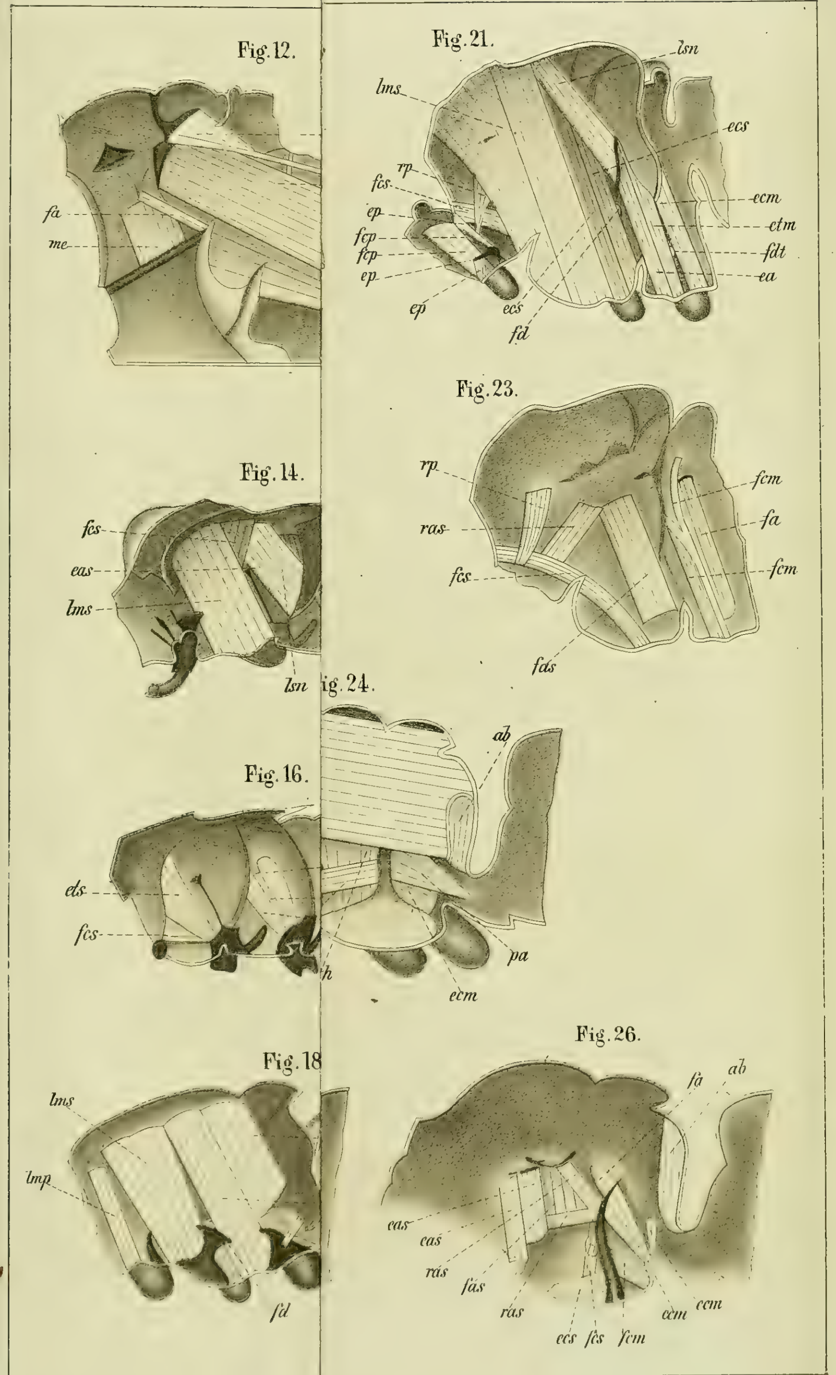


C. Luks ad nat.

Verlag v. Gustav Fischer i. Jena.

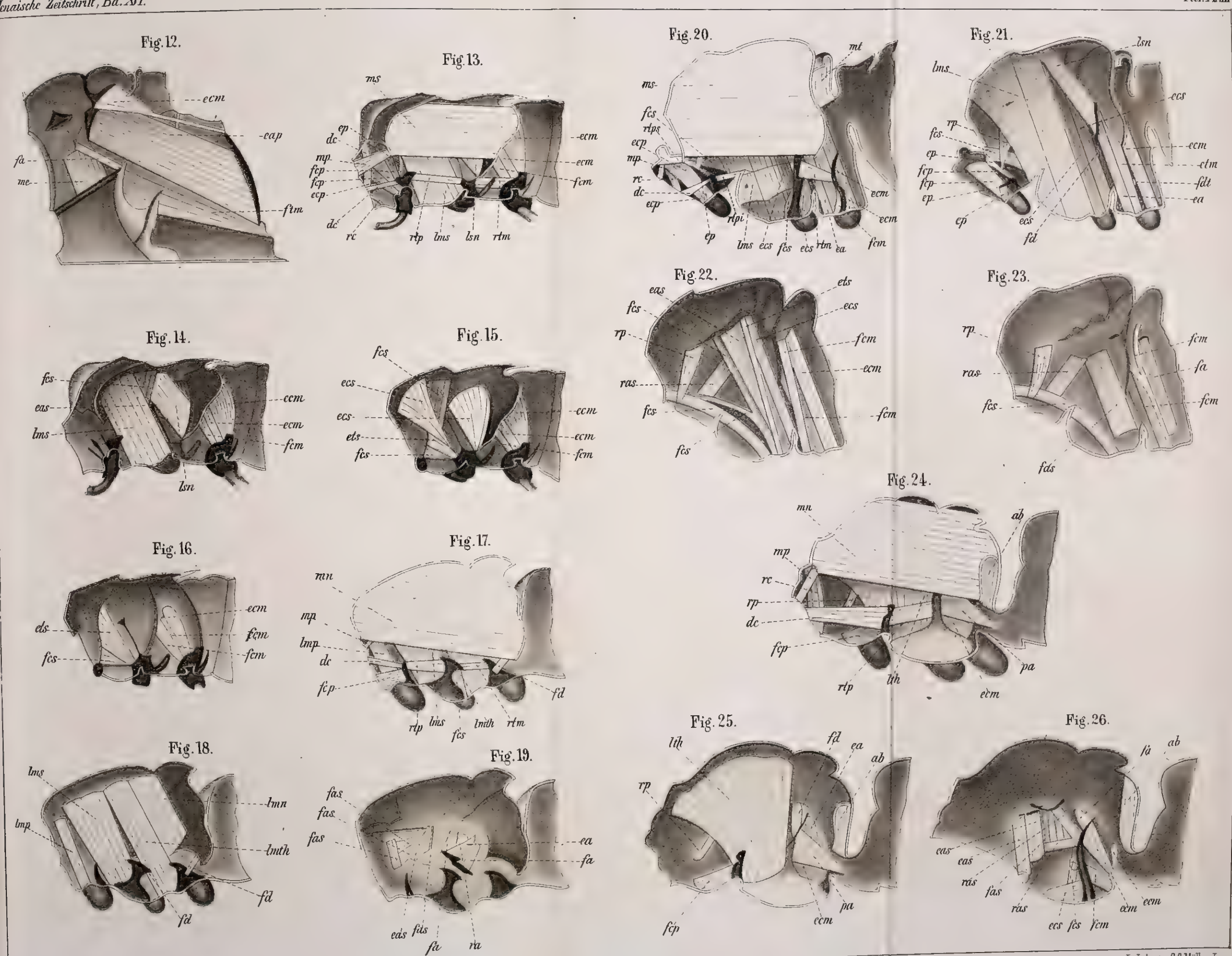
Lith. Anst. v. G.C. Müller, Jena.





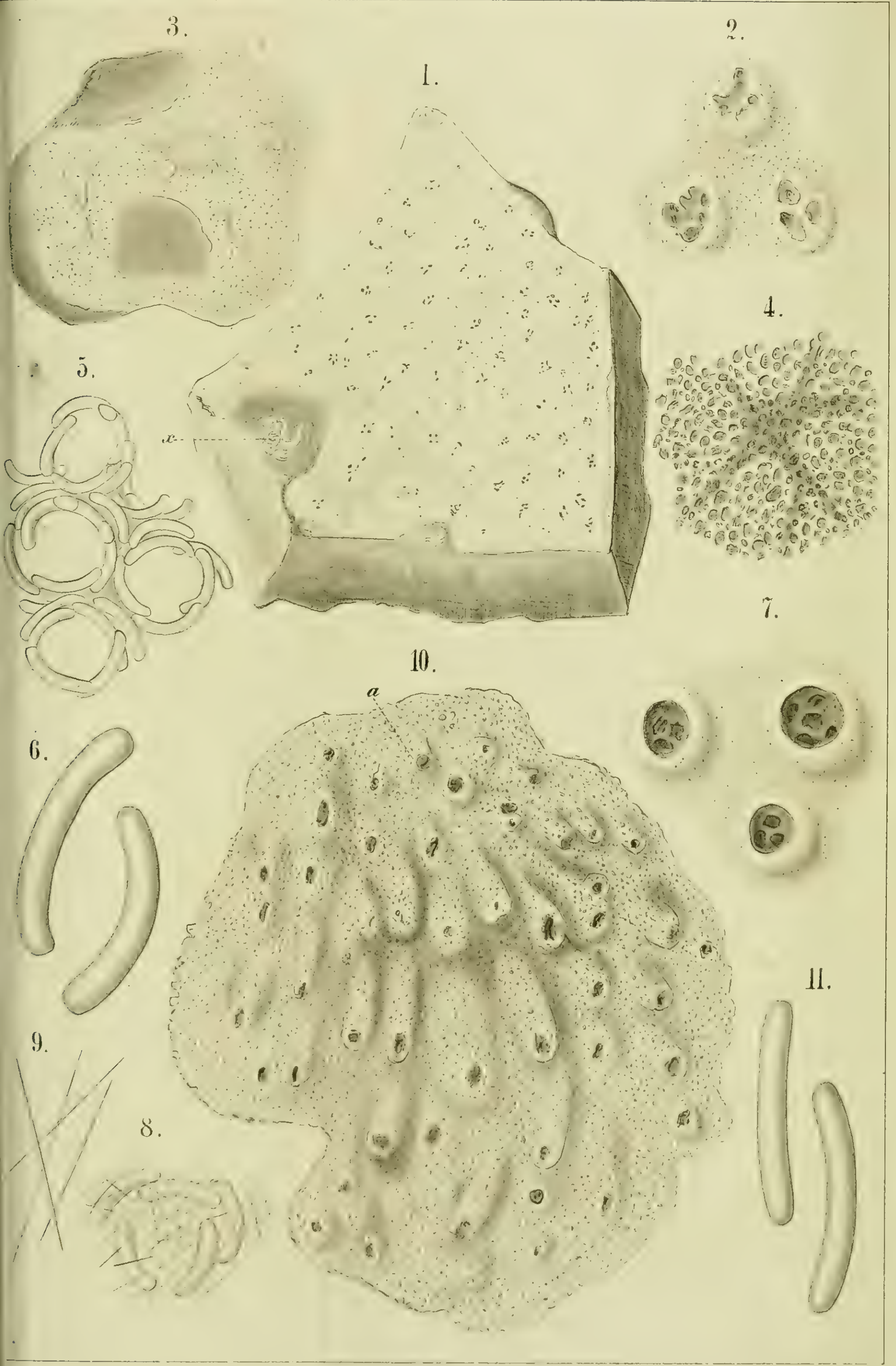
C. Luks ad nat. Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena.





C. Luks ad nat.
Verlag v. Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. C. C. Müller, Jena.





. el. Verlag v. Gustav Fischer i. Jena Lith. Anst. v. E. Giltsch, Jena.

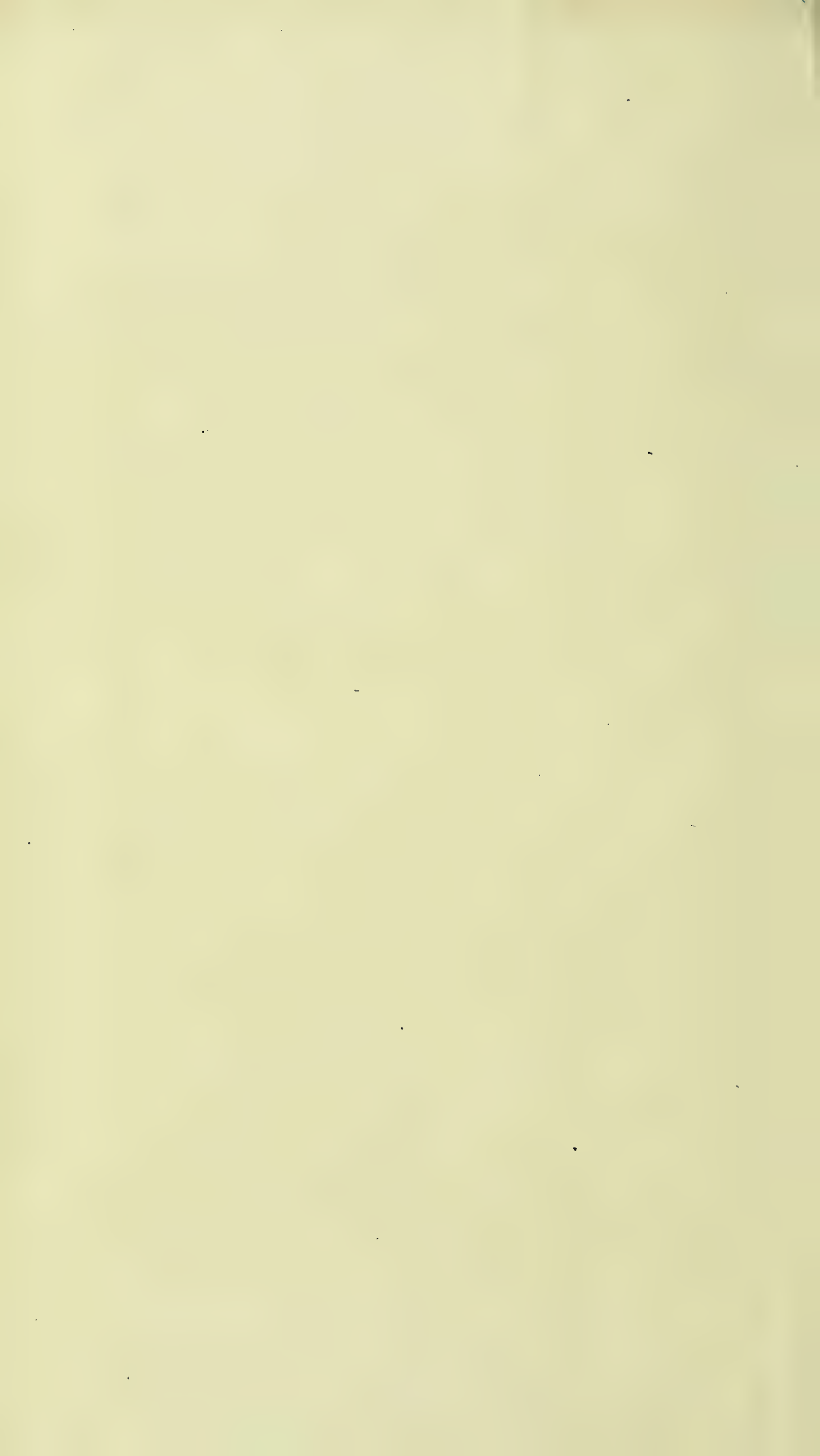


Fig. VI.

cu
mn
arz
quf
lf
fn
irz

Fig VIII

lf
quf
irz
arz

fn

Fig. X.

bw
co
ng
hl

ng
e
lm

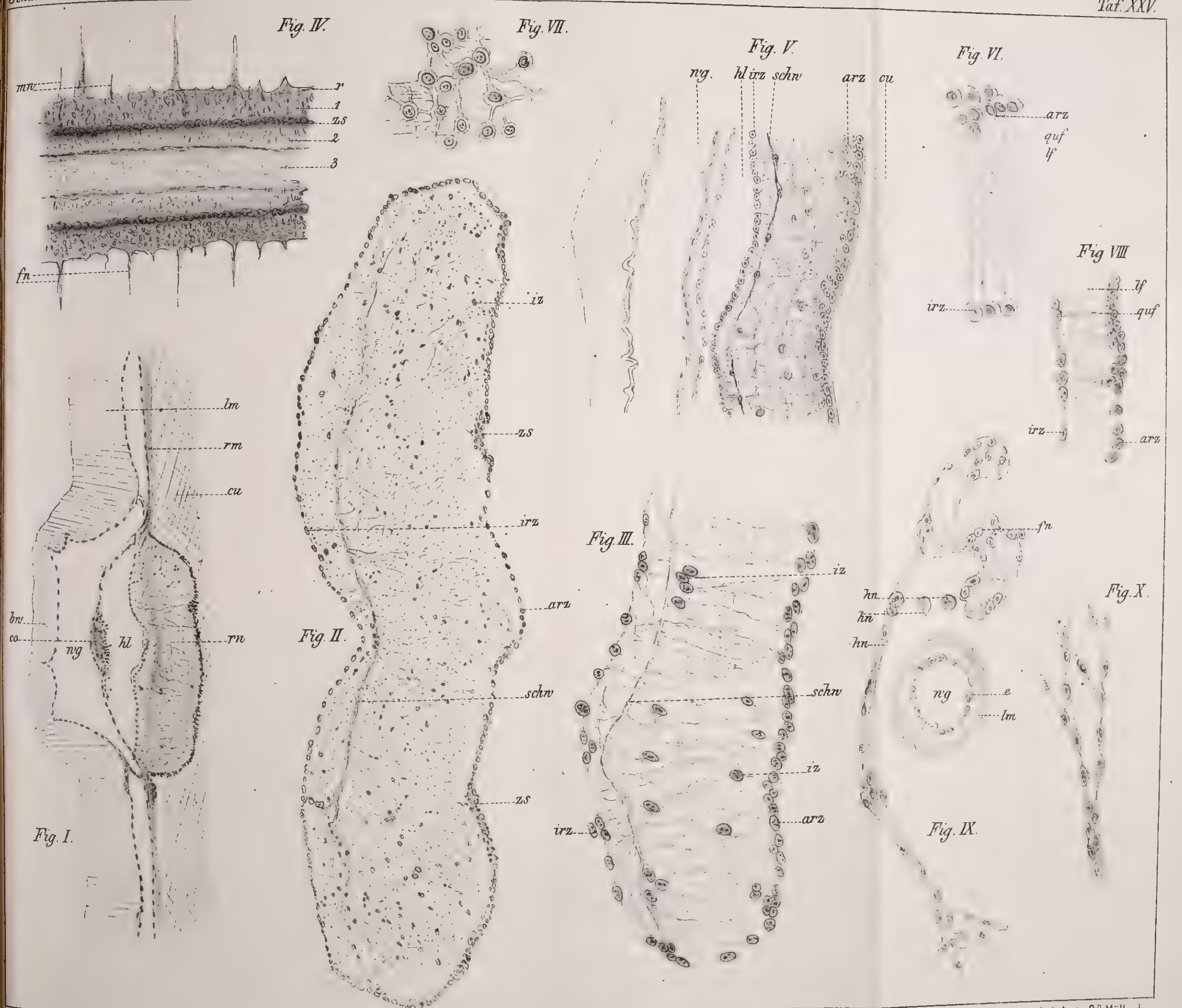
Fig. I.

Fig. IX.

R. Semon del.

Lith. Anst. v. G.C. Müller, Jena.



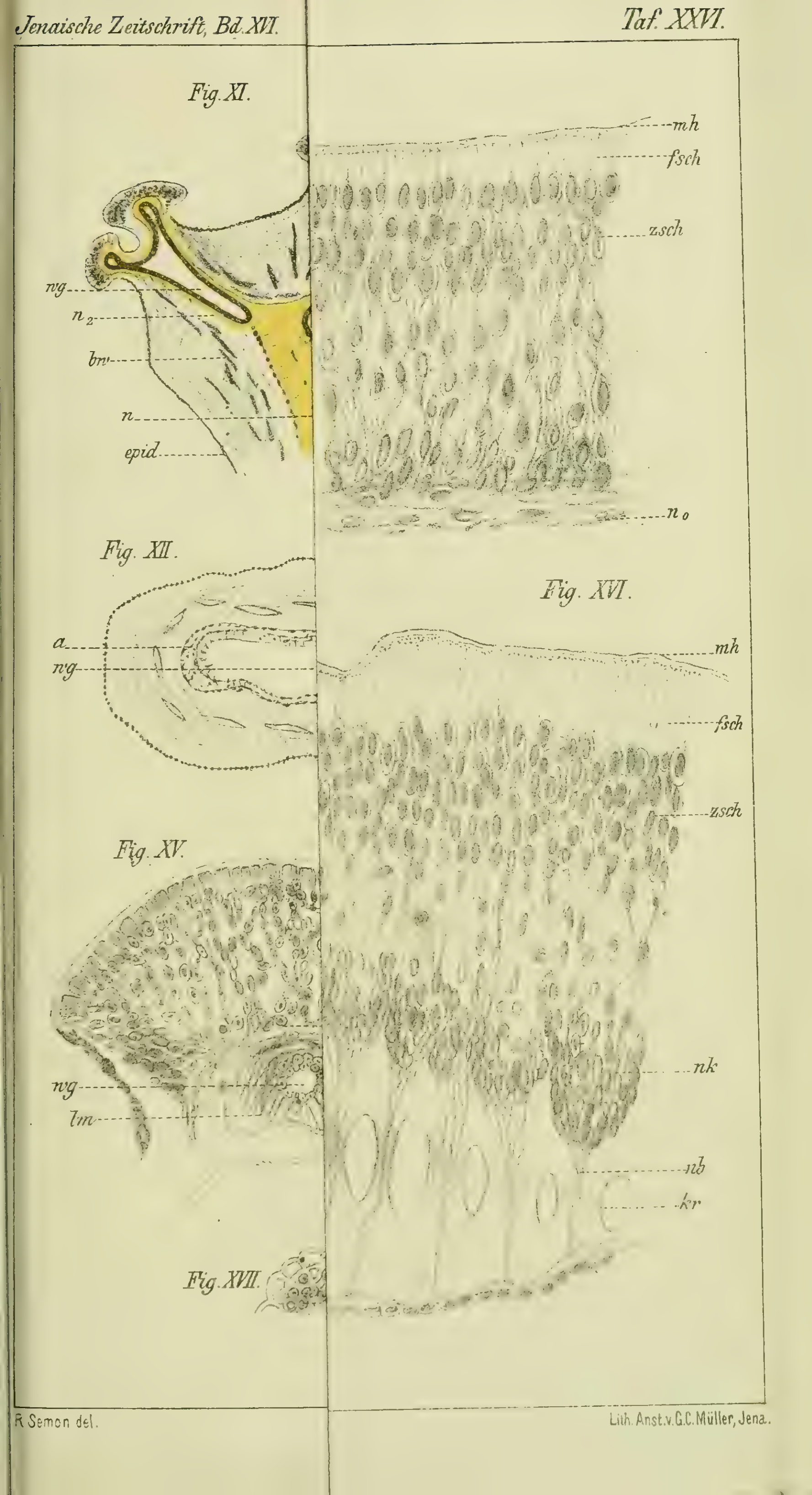


R. Semon del.

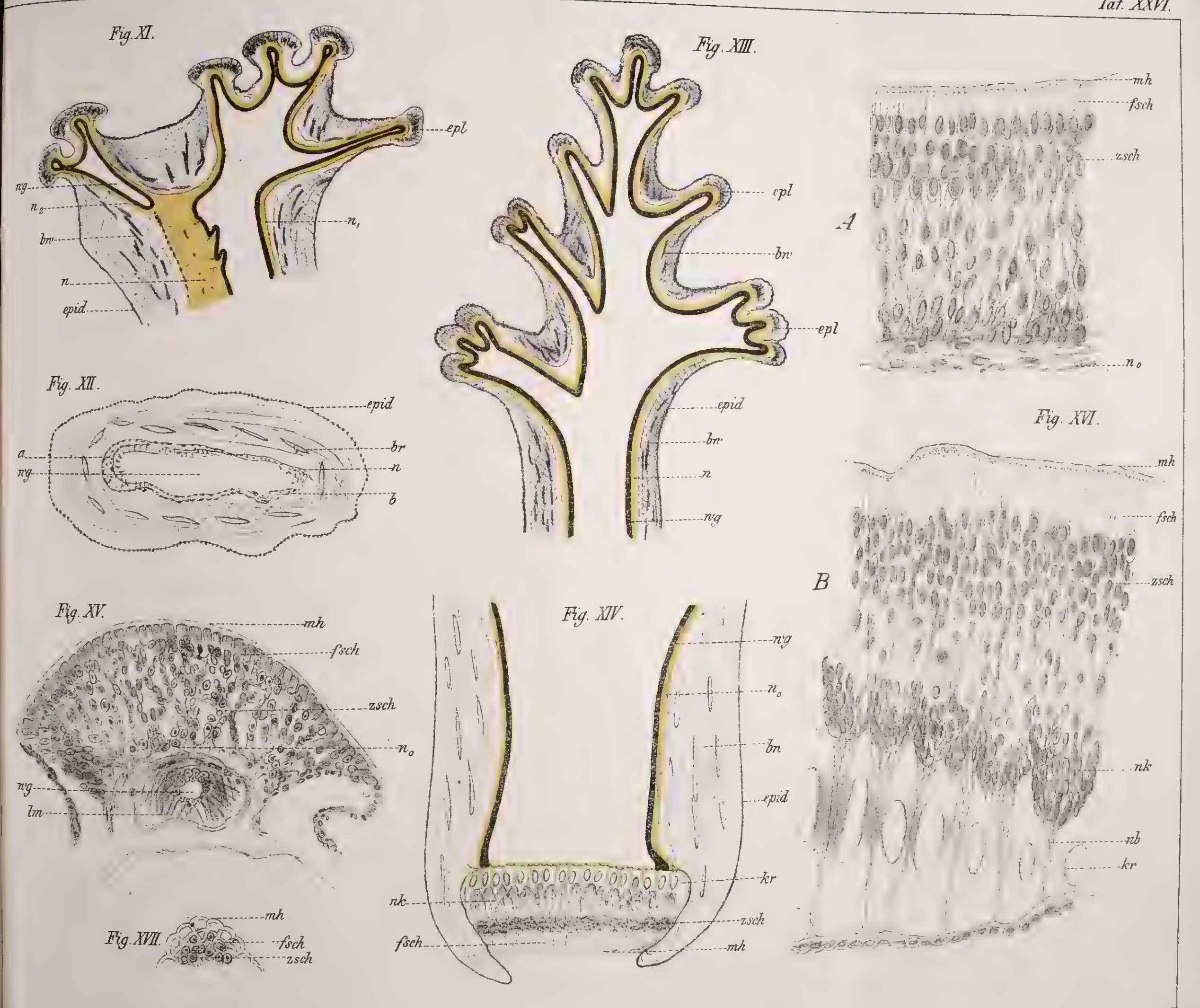
Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. G.C. Müller, Jena



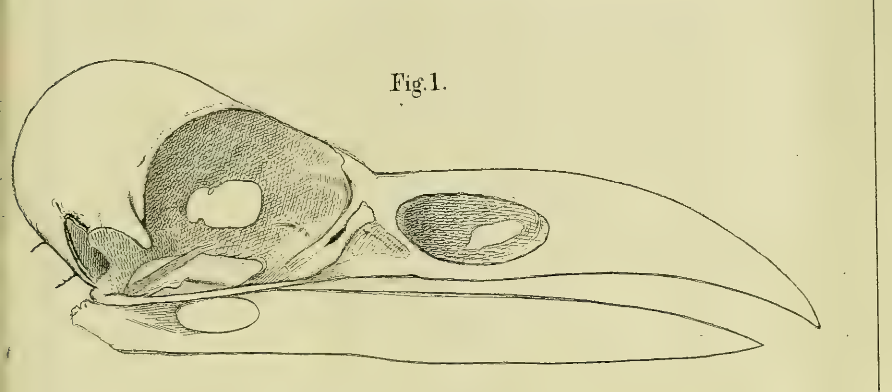

Fig. XI.
mh
fsch
zsch
ng
n_2
bn
n
epid
n_o
Fig. XII.
a
ng
Fig. XVI.
mh
fsch
zsch
Fig. XV.
ng
lm
nk
nb
kr
Fig. XVII.

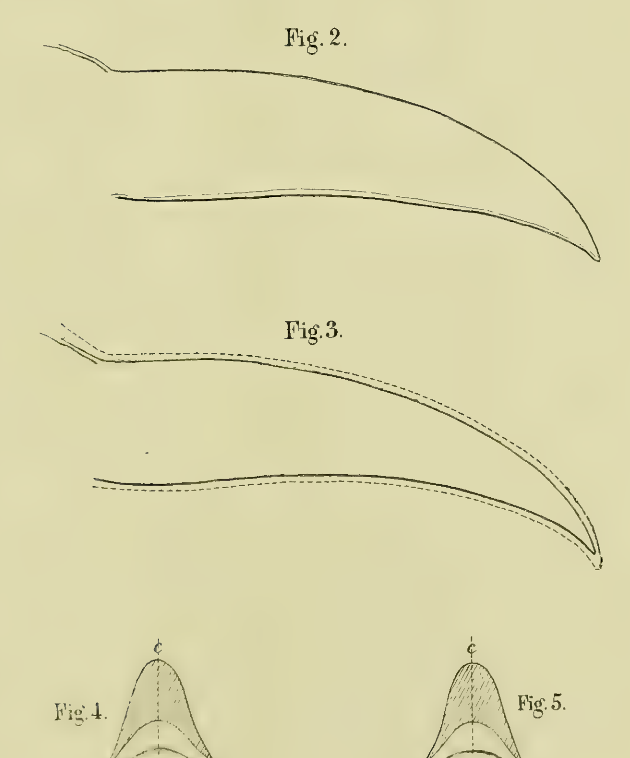




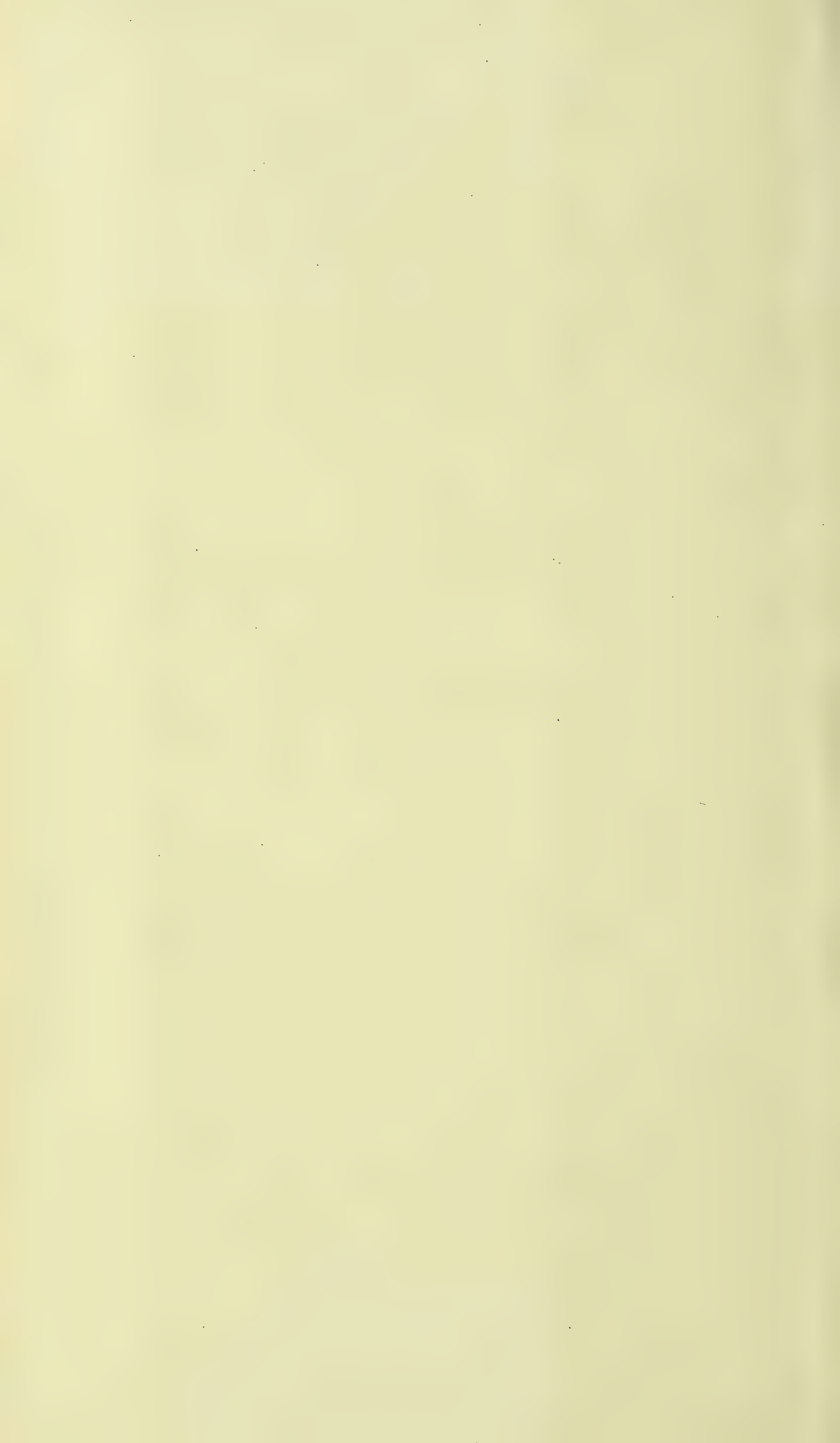
F. Semon del.
Verlag v. Gustav Fischer, Jena.
Lith. Anst. v. G. C. Müller, Jena.

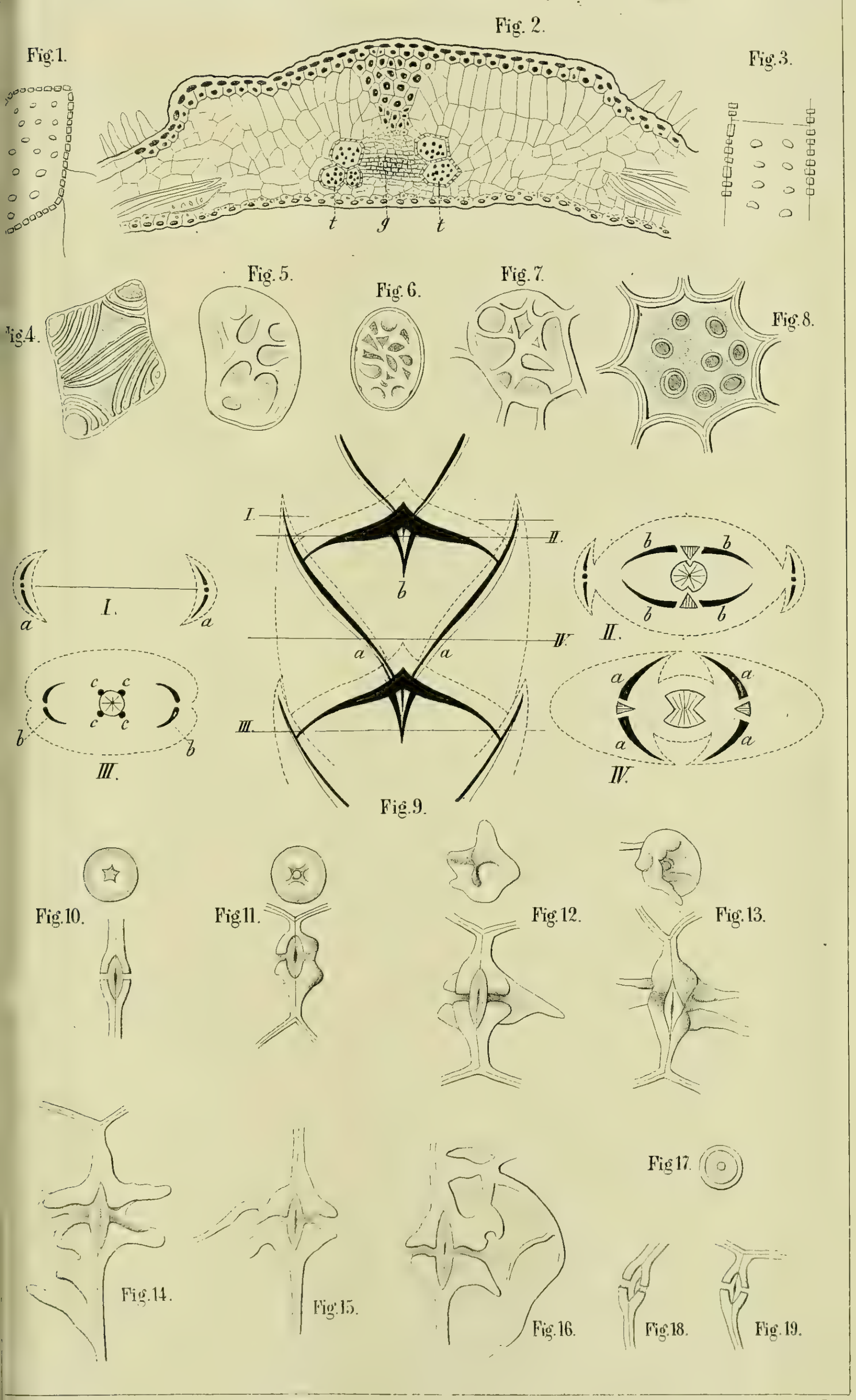






·rauus del. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. lith. v. G. C. Müller, Jena.





heit ad nat. del. Verlag v. Gustav Fischer i. Jena. lith. G.C. Müller, Jena.



Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Sechszehnter Band.

Neue Folge, Neunter Band.

Erstes und zweites Heft.

Mit 18 Tafeln.

Preis: 12 Mark.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1882.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 27. Decbr. 1882.

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Sechszehnter Band.

Neue Folge, Neunter Band.

Drittes Heft.

Mit 3 Tafeln.

Preis: 6 Mark.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer
1883.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 20. Juli 1883.

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.

Sechszehnter Band.

Neue Folge, Neunter Band.

Viertes Heft.

Mit 7 Tafeln.

Preis: 6 Mark.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer

1883.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 13. October 1883.

